

Die Wirkung verschiedener Lichtqualitäten und
-intensitäten bei der Photoinduktion der
Dorsiventralität an keimenden Brutkörpern
von *Marchantia polymorpha* L.

I n a u g u r a l - D i s s e r t a t i o n

zur

Erlangung des Doktorgrades
der Naturwissenschaftlichen Fakultät der
Johann Wolfgang Goethe-Universität
zu Frankfurt am Main

vorgelegt von

Rudolf Schulz
aus Delitzsch

Frankfurt am Main

~~1967~~

1964

Gedruckt mit Genehmigung der
Naturwissenschaftlichen Fakultät der
Universität Frankfurt am Main



Dekan: Professor Dr. W. Franz
1. Berichterstatter: Professor Dr. W. Halbsguth
2. Berichterstatter: Professor Dr. K. Egle
Tag der mündlichen Prüfung: 16. Juli 1964

Inhaltsverzeichnis

	<u>Seite</u>
Literaturverzeichnis	3
A. Einleitung	6
B. Material und Methode	10
1. Vorkultur	10
2. Versuchsgefäße und Nährboden	10
3. Impfen	11
4. Lichtfilter	11
5. Kultur am Klinostaten	14
6. Photoinduktion	16
7. Auswertung	18
C. Versuche	20
1. Die Bedeutung von Lichtintensität und Dauer der Induktionsbelichtung	20
a) Abhängigkeit des Induktionserfolges von der Lichtintensität	20
b) Beeinflussung der Substratinduktion durch Verdunkelung bei Versuchsbeginn	23
c) Abhängigkeit des Induktionserfolges von der Belichtungsdauer	26
d) Streuung der Ergebnisse von Versuchen gleicher Anordnung	28
e) Streuung der Ergebnisse aus Schalen gleicher Behandlung innerhalb desselben Versuchs	30
2. Die Abhängigkeit der Photoinduktion von der Qualität des Induktionslichtes	32

a) Das Transmissionslicht der Farbfolien	32
b) Der Spektralbereich zwischen 600 und 700 nm ..	38
c) Das Licht der Natrium-Dampfampe	41
d) Das Transmissionslicht der Schott-Farbgläser	49
e) Die 365 nm-Emissionslinie der Quecksilber- dampfampe	50
f) Das ultraviolette Strahlungsspektrum	52
D. Besprechung der Ergebnisse	57
E. Zusammenfassung der Ergebnisse	64

Literaturverzeichnis

- DACHNOWSKI, A.: 1907, Zur Kenntnis der Entwicklungsphysiologie von *Marchantia polymorpha* L. Jb. wiss. Bot. 44: 254 -
- DASSEK, M.: 1939, Der Phototropismus der Lebermoos-rhizoide. Beitrag z. Biol. d. Pfl. 26: 125 -
- FITTING, H.: 1935/38, Untersuchungen über die Induktion der Dorsiventralität bei den Brutkörperkeimlingen der Marchantieen.
 I. Die Induktoren und ihre Wirkungen. Jb. wiss. Bot. 82: 333 - 376
 II. Die Schwerkraft als Induktor der Dorsiventralität. Jb. wiss. Bot. 82: 696 - 740
 III. Das Licht als Induktor der Dorsiventralität. Jb. wiss. Bot. 85: 169 - 242
 IV. Das Substrat als Induktor der Dorsiventralität. Jb. wiss. Bot. 85: 243 - 266
 V. Die Umkehrbarkeit der durch Außenfaktoren induzierten Dorsiventralität. Jb. wiss. Bot. 86: 107 - 227
- : 1939, Untersuchungen über den Einfluß von Licht und Dunkelheit auf die Entwicklung von Moosen. I. Die Brutkörper der Marchantieen. Jb. wiss. Bot. 88: 633 - 722
- : 1942, Über die Abhängigkeit der Körpersymmetrie einiger Pflanzen von der Außenwelt. Biol. Zbl. 62: 336 - 373
- FÜRSTER, K.: 1927, Die Wirkung äußerer Faktoren auf Entwicklung und Gestaltbildung bei *Marchantia polymorpha* L. Planta 3: 325 - 390
- FRIES, K.: 1963, Über einen genuinen keimungs- und streckungswachstumsaktiven Hemmstoff bei *Marchantia polymorpha* L. Beitr. z. Biol. d. Pfl.
- HALBSBUTH, W.: 1936, Untersuchungen über die Morphologie der Marchantieen-Brutkörper. Jb. wiss. Bot. 84: 290 - 334

- HALBSGUTH, W.: 1953, Über die Entwicklung der Dorsiventrilität bei *Marchantia polymorpha* L. Ein Wuchsstoffproblem?
Biol. Zbl. 72: 52 - 104
- : 1958, Über den Einfluß von Phalloidin auf die Geoinduktion bei Brutkörpern von *Marchantia polymorpha* L.
Biol. Zbl. 77: 557 - 580
- , und KOHLENBACH: 1953, Einige Versuche über die Wirkung von Heteroauxin auf die Symmetri-entwicklung der Brutkörperkeimlinge von *Marchantia polymorpha* L.
Planta 42: 349 - 366
- KOHLENBACH, H. W.: 1957, Die Bedeutung des Heteroauxins für die Entwicklung der Dorsiventralität der Brutkörperkeimlinge von *Marchantia polymorpha* L.
Biol. Zbl. 76: 70 - 125
- KOLLER, S.: 1943, Graphische Tafeln zur Beurteilung statistischer Zahlen.
2. Aufl. Th. Steinkopf, Dresden und Leipzig
- LA RUE, C.D. and NARAYANASWAMI: 1954, A new Branching in liverworts.
Nature 174: 313 - 314
- LÖBENBERG, E.: 1959, Über genuine Wuchsstoffe bei *Marchantia polymorpha*.
Diss. Frankfurt/M.
- MIRBEL, M.: 1835, Recherches anatomiques et physiologiques sur le *Marchantia polymorpha*.
Mém. de l'acad. royale des sciences de l'institut de France. 13: 337 ff.
- MOHR, H.: 1961, Wirkungen kurzweiligen Lichtes.
Hdb. d. Pflanzenphysiologie.
Bd. XVI, 439 - 531
- PFEFFER, W.: 1871, Studien über die Symmetrie und spezifische Wachstumsursachen.
Arbeit d. Bot. Inst. Würzburg,
Bd. I, 1, 77 ff.
- STEPHAN, J.: 1928, Der Einfluß von Lichtqualität und -quantität (einschl. Ultrarot) auf das Wachstum der Brutkörper von *Marchantia polymorpha*.
Planta 6: 510 ff.

ZIMMERMANN, A.: 1882, Über die Einwirkung des Lichtes
auf den Marchantieenthallus.
Arbeit des Bot. Inst. Würzburg II;
4: 665 ff.

A. Einleitung

Die Entwicklung der Brutkörper von *Marchantia polymorpha* zu dorsiventralen Thalli wird von Außenfaktoren bestimmt. Nach FITTING (1935 - 1938, 1942 a) sind die induzierenden Faktoren:

- a) das Licht
- b) die Schwerkraft und
- c) das Substrat.

Je nach dem Zusammenwirken dieser Faktoren, die im Laboratoriumsversuch willkürlich kombiniert werden können, entstehen aus den nicht dorsiventralen Brutkörpern Thalli mit durch die Induktoren orientierten Ober- und Unterseiten. Diese Reaktionen sind abhängig von den Temperatur- und Lichtbedingungen, unter denen die Mutterthalli heranwachsen und im Brutkörper bestimmte physiologische Zustände schaffen, die FITTING als Thermo- und Phototonus bezeichnet.

HALBSGUTH (1935) formuliert das Dorsiventralitätsproblem neu, indem er sagt, daß die Außenfaktoren nicht Dorsiventralität induzieren, sondern bereits vorhandene, in der Symmetrie festliegende Anlagen unterschiedlich zur Entwicklung bringen. Ausgehend von FITTINGS Beobachtung, daß "dunkel gestimmte" Brutkörper im Dunkeln in Nährlösung durch Zusatz von IES auskeimen, bildet HALBSGUTH eine Hypothese, wonach Wuchsstoff für die Symmetriebildung bei *Marchantia* eine Rolle spielt. Damit ist eine Verbindung zwischen dem Dorsiventralitätsproblem und den Fragen der Wuchsstofflehre hergestellt. Die in ihrer Art grundverschiedenen Induktoren können dadurch in ihrem Wirkungsmechanismus unter dem gemeinsamen Blickpunkt betrachtet werden, daß alle unter Beteiligung von Wuchsstoff Dorsiventralität schaffen. HALSGUTH und KOHLENBACH (1953) können diese Hypothese belegen. Eine weitere Bestätigung liefert KOHLENBACH (1957). Außerdem kann er zeigen, daß auch der durch den Phototonus bedingte Zustand der Brutkörper z. T. auf seinen Gehalt an Wuchsstoff zurückzuführen ist. Da applizierte IES nur zur

Wirkung kommt, wenn der Tonus entsprechend hoch ist, kann der Phototonus nicht allein im höheren Auxingehalt bestehen. Das bestätigt die Aussage von HALBSGUTH (1953, S. 101), daß Wuchsstoffgehalt nicht alleinige Grundlage der Wirkung des Phototonus sein muß.

Die Induktionsversuche in Verbindung mit IES erlauben Schlüsse auf das Reaktionsgeschehen im keimenden Brutkörper. IES im Keimsubstrat verringert Induktionserfolge, dagegen kann die Auswirkung einer Schwerevorinduktion durch vorheriges Baden der Brutkörper in IES-Lösungen auch verstärkt werden. Die Wirkungsverstärkung einer 24ständigen Schwerevorinduktion durch IES folgt einer Optimumkurve. Der Einfluß der IES auf eine Geovorinduktion beruht auf einer Förderung der durch die Bedingungen der Vorinduktion begünstigten Anlagen. IES vermehrt sowohl als Zusatz im Keimsubstrat als auch durch Applizieren am Brutkörper vor dem Überimpfen die Anzahl der insgesamt sich entwickelnden Anlagen (HALBSGUTH und KOHLENBACH, 1953, S. 364, KOHLENBACH, 1957, S.123). Da man mit Hilfe zugeführter IES die Induktion der Dorsiventralität im keimenden Marchantia-Brutkörper beeinflussen kann und die IES als genuiner Wuchsstoff bei Marchantia nachgewiesen ist (LÖBENBERG 1959, FRIES 1963), kann die Beteiligung der IES an der Dorsiventralitätsinduktion im keimenden Marchantia-Brutkörper als natürlich angenommen werden.

Das Licht wurde als Induktor der Dorsiventralität bei keimenden Marchantia-Brutkörpern bereits von MIRBEL (1835) erkannt. Er fand, daß die beleuchtete Seite des Brutkörpers zur Thallusoberseite wird, gleichgültig, welche Stellung dabei der Brutkörper habe. Auch PFEFFER (1871) erkannte mit seinen einfachen Versuchen nicht, daß daneben andere Faktoren eine Rolle spielen. ZIMMERMANN (1882) bestätigte die Auffassung PFEFFERSs. Seitdem bestand lange Zeit die Meinung, daß allein das Licht die dorsiventrale Entwicklung der Brutkörper bestimme. DACHNOWSKI (1907) stellt überraschenderweise das Licht als Induktor der Dorsiventralität wieder in Zweifel. Er betrachtet die Entstehung und Orien-

tierung der Dorsiventralität durch das Licht als "bisher noch nicht erwiesen". Mit eigenen Versuchen stellt er fest, daß Dorsiventralität auch im allseitigen Licht am Klino-
staten zustande kommt. Deshalb glaubte er, daß die einseitige Beleuchtung "weder eine unerläßliche, noch eine entscheidende Bedingung für die Entstehung der Dorsiventralität darstellt". Nach seiner Meinung liefern die Brutkörper aus noch ganz unbekannten inneren Ursachen dorsiventrale Keimlinge. Durch einseitige Beleuchtung sei nur eine zeitlang eine Uminduktion möglich. Die Versuche, die FÖRSTER (1927, 1932) und STEPHAN (1928) über die Lichtwirkung auf Marchantia-Brutkörper anstellten, bringen zwar schon eine Aufgliederung in qualitative und quantitative Untersuchungen, beziehen sich aber lediglich auf das Wachstum und lassen das Problem der Dorsiventralität unberücksichtigt. Erst FITTING (1935 - 1938) bringt eine weitere Aufklärung, welche Außenfaktoren an der Dorsiventralitätsinduktion beteiligt sind und wie sie wirken. Hierbei widmet er auch dem Lichtfaktor eingehende Untersuchungen. Das Hauptgewicht legt er auf die qualitative Differenzierung der Wirkung des Lichtes als Induktor der Dorsiventralität, des Tonus und als Stabilisator der Induktion. In diesem Zusammenhang vergleicht er durch Variieren des Lampenabstandes verschiedene Intensitäten auf ihre induktive Wirkung. Er kommt zu dem Schluß, daß unterschiedliche Lichtmengen nicht über den Ausfall der Versuche entscheiden (FITTING 1937, S. 182, 239). Die Umschlagreaktion, die er bei Annäherung der Kulturschalen an die Lampe bis auf 25 cm findet, deutet er mit einer möglichen Erhöhung der Temperatur im Keimbett (FITTING 1937, S. 222). DASSEK (1939) beschreibt die Wirkung des Lichts verschiedener Intensitäten und Wellenlängen auf den Phototropismus der Rhizoide am keimenden Marchantia-Brutkörper. MOHR (1961) stellt fest, "daß die Lichtwirkung auf die Entwicklung der Marchantia-Brutkörper noch gänzlich undurchsichtig ist". Angesichts der umfangreichen Ergebnisse, die FITTINGS Untersuchungen gebracht haben, kann diese Feststellung nur im Hinblick auf die physikalisch-chemische Analyse gelten.

Bisher wurde im Zusammenhang mit der IES-Wirkung auf die Dorsiventralitätsinduktion vor allem die Schwerkraft als Induktor benutzt (HALBSGUTH und KOHLENBACH 1953, KOHLENBACH 1957). Eine Prüfung der Lichtwirkungen in Bezug auf Intensität und Wellenlänge ist bei Marchantia noch nicht durchgeführt. Dieses Problem ist um so wichtiger, als gerade im Rahmen der Wuchsstoffwirkungen dem Licht hohe Bedeutung zukommt. Andererseits steuert das Licht verschiedene physiologische Prozesse, von denen man nicht weiß, inwieweit sie bei der Induktion von Dorsiventralität mitwirken. Ferner liegen überhaupt bei Moosen noch widersprechende Angaben über polarisierende Wirkungen der einzelnen Lichtqualitäten vor.

Es ist die Aufgabe der vorliegenden Arbeit, in dieser Richtung die Analyse der Lichtwirkung in Angriff zu nehmen. Es soll geklärt werden, inwieweit

1. die induzierende Wirkung des Lichtes intensitätsabhängig ist und
2. wie sie von der Wellenlänge des Lichts abhängt.

B. Material und Methode

1. Vorkultur

Das Versuchsmaterial ist ein männlicher Klon von *Marchantia polymorpha* L. aus der Anzucht HALBSGUTH. Als Kultursubstrat dient eine Mischung von 1/5 Sand, 2/5 Komposterde und 2/5 Torf. Zur Vermehrung werden etwa 1 cm lange Thallusspitzen in flachen Blumentöpfen pikiert.

Kulturraum: Klimakammer (19 °C, 70 % rel. Feuchte).

Beleuchtung: Dauerlicht im Abstand von 60 cm von drei Philips-Leuchtstoffröhren. Zwei Röhren waren vom Typ TL40W/55 (Tageslicht), und eine war vom Typ TL40W/32 (Warmton de Luxe). Das ergab in Höhe der Thalli eine Intensität von 1300 Lux. Alle Thalli bilden unter diesen Bedingungen reichlich Brutbecher. Die Brutkörper aus dieser Vorkultur dürften immer weitgehend gleichen Thermo- und Phototonus gehabt haben. Auch der Einfluß unterschiedlicher Kultursubstrate war durch die ausschließlich verwendete Standardmischung ausgeschaltet.

2. Versuchsgefäße und Nährboden

Als Versuchsgefäße dienten Petrischalen von 10 cm Durchmesser, deren Boden und Deckel mit 2%igem Agar ausgegossen waren. Der Agar wurde verflüssigt und vor dem Zusatz der Nährsalze klarfiltriert. Der fertige Nähragar enthält pro Liter folgende Salze (nach HALBSGUTH, Nährlösung 5):

KH_2PO_4	0,005	mol/l
K_2HPO_4	0,005	"
MgSO_4	0,001	"
$\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$	0,0005	"
FeCl_3	0,0001	"

Mit dieser Zusammensetzung hat das Substrat einen pH 6,8 (Indikatorpapier der Fa. MERCK pH 5,4 - 7,0). Gelegentliche Kontrollen durch Aufschwemmen festen Agars in aqua dest. und Messung in pH-Meter 22 der Fa. Radiometer Copen-

hagen bestätigten die Messungen mit Indikatorpapier.

Deckel und Boden der Petrischalen mußten die gleiche Lichtdurchlässigkeit haben und wurden deshalb beide mit je 15 ml Agar ausgegossen. Der größere Durchmesser der Deckelschale und damit die etwas geringere Schichtdicke des Agars ergeben für die Lichtdurchlässigkeit keine Unterschiede, wie eine Vergleichsmessung mit Thermosäule und Spiegelgalvanometer zeigt.

3. Impfen

Das Beimpfen der Petrischalen erfolgt mit Brutkörpern z. T. unterschiedlichen Alters, aber stets mit der gleichen Mischung. Diese erhält man, indem man den Inhalt mehrerer Brutbecher von verschiedenen Stellen des Thallus in Wasser sammelt, gut durchschwenkt und auf einem Papierfilter aufhängt. Die Übertragung vom Papier auf die Agarplatte erfolgt mit einer sterilen Platinnadel. Extrem kleine oder große Brutkörper werden nicht mit ausgesät. Im Hinblick auf die Versuchsauswertung ist es zweckmäßig, jede Schale mit 50 Brutkörpern (= 100 Scheitel) zu beimpfen, da diese bei vollzähligem Auskeimen 100 Thalli ergeben. Meistens kommen die Schalen eines Versuches zu gleicher Zeit an den Klinostaten. Damit während der gesamten Impfzeit, die selten länger als 1 1/2 Stunden dauerte, keine Schwereinduktion eintritt, werden alle fertigbeimpften Schalen jeweils alle 10 Minuten umgekehrt.

4. Lichtfilter

Zur Abschwächung der Beleuchtungsstärke bei den Intensitätsversuchen werden Graufilter verwendet. Wegen der ständigen Drehung am Klinostaten kommt eine Regulierung der Lichtintensität durch Verändern des Lampenabstandes nicht in Frage. Als Graufilter dienen eine bis mehrere Lagen Verbandsgaze oder Filtrierpapier. Messungen im Spektralphoto-

meter bestätigen die Annahme, daß dieses Material das Licht unabhängig von der Wellenlänge abschwächt. Durch geeignete Kombination von Gaze- und Papierlagen sind mit einiger Genauigkeit die benötigten Intensitätswerte zu erzielen. Die Gesamtdurchlässigkeiten dieser Graufilter werden mit der Photozelle (Dr. B. Lange, Berlin) im Abstand Lampen - Klinostatenachse gemessen.

Die Intensitätsangaben in Lux gelten möglicherweise nur für die hier vorliegenden Versuchsbedingungen. Schon die Verwendung einer Lichtquelle mit anderer spektraler Zusammensetzung kann zu anderen Werten führen. Die Energiemessung in Lux ist wegen der selektiven Empfindlichkeit der Photozelle abhängig von der spektralen Energieverteilung des eingestrahlten Lichts. Die Bedeutung der vorliegenden Intensitätsangaben des Weißlichts liegt deshalb in erster Linie darin, die Induktionswirkung relativer Energieanteile zu prüfen und dann zu entscheiden, ob die Energieunterschiede des Farblichts berücksichtigt werden müssen. Daneben ergibt sich die Möglichkeit, für die geltenden Versuchsbedingungen unterschiedlich wirkende Lichtintensitäten in Lux, also in absoluten Einheiten auszudrücken.

Der Wert von 200 Lux, oberhalb dessen - wie im Versuch 1 nachgewiesen wird - im weißen Licht die Photoinduktion intensitätsunabhängig wird, ist bei der Verwendung von Filtern zur Erzeugung farbigen Induktionslichts von Bedeutung. Für alle Farbfilter wurde die Gesamtdurchlässigkeit mittels Thermosäule und Spiegelgalvanometer gemessen. Hier ist die Verwendung der Photozelle nicht korrekt. Dieses Gerät hat eine eigene spektrale Empfindlichkeitskurve, von der die Transmissionskurven mancher Farbfilter erheblich abweichen. Dadurch können bei der Messung der Gesamtdurchlässigkeit eines Farbfilters mehr oder weniger große Anteile nicht erfaßt werden. Dagegen spricht die Thermosäule auf Strahlung aller Wellenlängen gleichmäßig an und ist deshalb für die Energiemessung farbigen Lichts geeignet. Die verwendete Thermosäule ist nicht geeicht und liefert

nur relative Werte. Das genügt aber zur Beurteilung der hier vorliegenden Frage, ob die Farbgläser die Lichtintensität so stark mindern, daß sie für ausreichende Induktion zu schwach wird. Die gemessene Gesamtdurchlässigkeit der verwendeten Filter ergibt Werte, die zwischen 73 und 23 % des ungefilterten Lichts (= 100 %) liegen. Diese Prozentwerte sind denen, die mittels Photozelle unter den Graufiltern im Weißlicht gemessen wurden, direkt vergleichbar, denn in beiden Fällen wurde von 100 % Lichtenergie der verbleibende Rest hinter dem Filter in Prozent gemessen. Daraus ergibt sich, daß die Lichtintensität unter allen Farbgläsern noch oberhalb der Grenze liegt, worüber die Photoinduktion intensitätsunabhängig ist. Wenn daher das gefilterte Licht bei den diversen Farbfiltern unterschiedliche Induktionserfolge hat, dann muß dies an der spektralen Energieverteilung liegen. Das heißt, der Induktionserfolg des Lichts ist dann eine Funktion der Wellenlänge λ .

Für die ersten Versuche mit farbigem Licht dienen selbstgefertigte Lichtfilter. Unbelichtete Röntgenfilme, die auf beiden Seiten der Trägerfolie eine Gelatineschicht tragen, werden ausfixiert und dadurch klar durchsichtig. Nach dem Wässern und Trocknen werden sie während bestimmter Zeit in wässrigen Lösungen organischer Farbstoffe definierter Konzentration gefärbt. Nach dem Trocknen der Filterfolien werden die Transmissionskurven im Spektralphotometer PM QII der Fa. ZEISS gemessen.

Die Filter sind billig und einfach herzustellen. Da sie sich auf jedes gewünschte Format mit der Schere zurechtschneiden lassen, sind sie in der Handhabung praktisch. Aus diesen Gründen werden sie für die ersten Versuche herangezogen, die orientierenden Charakter haben und zeigen sollen, ob die Photoinduktion der Dorsiventralität keimen-der Marchantia-Brutkörper überhaupt von der Lichtfarbe abhängig ist. Einige Farbstoffe haben jedoch den Nachteil, unter Lichteinfluß innerhalb weniger Wochen auszubleichen und damit die Durchlässigkeit des Filters zu verändern. Gelegentliche Kontrollmessungen sind deshalb notwendig. Erst

nach den Versuchen mit den selbstgefertigten Farbfolien ist es möglich, eine sinnvolle Auswahl von Farbgläsern der Fa. SCHOTT & GEN. zu treffen. Damit können die Ergebnisse präzisiert werden.

Auf die Verwendung von Interferenzfiltern muß in der vorliegenden Arbeit verzichtet werden. Es kommt darauf an, die gesamte Fläche jeder Petrischale von 10 cm Durchmesser, von denen jeweils mehrere in einem Versuch gleichzeitig verwendet werden, mit farbigem Licht auszuleuchten. Die erhältlichen Interferenzfilter sind jedoch erheblich kleiner. Andererseits können nicht kleinere Petrischalen als Versuchsgefäße verwendet werden, weil hierin nicht die Anzahl Brutkörper unterzubringen ist, die nötig ist, um das Versuchsergebnis zu sichern. Erschwerend wirkt sich die Tatsache aus, daß zur Ausschaltung der Schwerkraft die Petrischalen ständig am Klinostaten rotieren müssen. Dann wäre es erforderlich, die gesamte Lichtanlage mit in Drehung zu halten, da bei Verwendung von Interferenzfiltern das Licht als paralleles Bündel auf die Filter treffen muß. Es schien aber rationeller, zunächst mit einfachen, billigen Mitteln das Problem soweit wie möglich einzuengen, ehe eine teure und komplizierte Apparatur eingesetzt wird.

5. Kultur am Klinostaten

Versuchsraum ist die gleiche Klimakammer, die bei der Beschreibung der Anzucht erwähnt wurde.

Der verwendete Klinostat wurde nach Angaben von HALBSGUTH von der Fa. GERHARDT (Bonn) gebaut (vgl. KOHLENBACH 1957). An der horizontalen Achse des Klinostaten befinden sich Zapfen zur Befestigung der Rahmen. In jeden dieser Rahmen passen hintereinander in zentrifugaler Richtung von der Achse 3 Petrischalen. Die Flächen der Rahmen sind so orientiert, daß ihre Verlängerung die Klinostatenachse aufnimmt.

Beleuchtung am Klinostaten: 6 Philips-Leuchtstoffröhren vom

Typ T140W/55 (Tageslicht) mit Reflektor sind als senkrechte Wand parallel zur Klinostatenachse in 50 cm Entfernung angebracht. Dabei befindet sich die unterste Röhre 40 cm und die oberste 120 cm über dem Erdboden. Die Höhe der Klinostatenachse beträgt 80 cm. Das Licht fällt also senkrecht auf die Fläche der Platten, wenn die Rahmen in der Lotrechten sind. In dieser Stellung trifft das Licht mit einer Intensität von 2000 Lux auf jede Platte (gemessen in Richtung der Lampen). Das Reflexlicht aus anderen Richtungen ist im Vergleich dazu gering und kann unberücksichtigt bleiben. In der Abb. 1 ist die Versuchseinrichtung schematisch dargestellt.

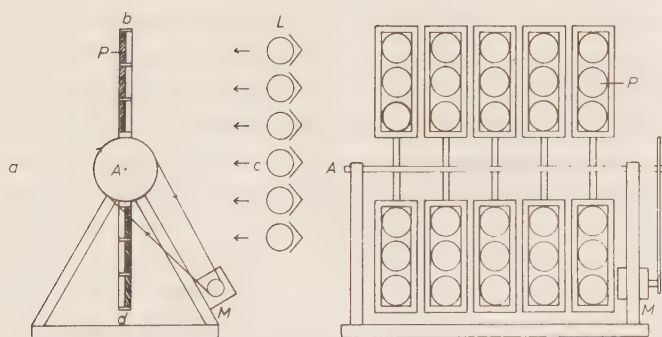


Abb. 1

Schematische Darstellung der Versuchseinrichtung.
 Links: Klinostat und Lampen in Seitenansicht,
 rechts: Klinostat in Vorderansicht.
 A Klinostatenachse, M Motor, P Petrischalen,
 L Lampen

6. Photoinduktion

Wie aus der Abb. 1 hervorgeht, sind Deckel und Boden nur immer während einer halben Umdrehung der Klinostatenachse dem einseitig einfallenden Licht ausgesetzt. In Rahmenstellung Ab wird der Schalendeckel beleuchtet. Das heißt, daß die Brutkörperflächen dauernd abwechselnd in gleiche Beleuchtungslage kommen. Das muß rechnerisch berücksichtigt werden: Die Photoinduktion wird einseitig vorgenommen (Bodenschale verdunkelt). Die Deckelschale ist aber nur während einer halben Umdrehung der Achse beleuchtet. Wenn also eine Schale z. B. 14 h zu Photoinduktion an den Klinostaten kommt, dann ist die Dauer der Lichtinduktion etwa 7 h. Dabei steigt die induzierende Lichtintensität während jeder viertel Umdrehung aus der Lage Aa nach Ab je nach dem Winkel, den die Rahmenfläche zu der Lotrechten gerade einnimmt, von etwa 0 bis 2000 Lux an. Bei weiterer Drehung aus Lage Ab nach Ac erfolgt weitere Annäherung der Schalen an die Lampen. Das bedingt zunächst eine Verstärkung der auftreffenden Lichtintensität, bis der Neigungswinkel der Rahmenfläche gegen die Lampen so klein ist, daß von da ab ein zunehmend größer werdender Lichtanteil an der Ebene der Deckelschalen wieder vorbeigeht. Mit der Drehung über die Lage Ac nach Ad nimmt also die auftreffende Lichtintensität stetig ab und hat in Lage Ad den Wert Null.

Bei den folgenden Versuchen kommt es darauf an, das Licht als Induktor der Dorsiventralität von den übrigen Induktionsfaktoren Schwerkraft und Substrat zu isolieren, um es als allein entscheidenden Faktor in seiner gesamten Variationsbreite zu untersuchen. So wählte ich, falls im Hauptteil keine spezielle Versuchsanordnung beschrieben wird, folgendes Versuchsschema: Nach Aussaat der Brutkörper kommen die Petrischalen, noch bevor die Schwerkraft induktiv wirksam werden kann, an den Klinostaten und bleiben da im Durchschnitt 10 Tage bis zur Auszählung am Ende des Versuchs. Am Klinostaten ist die einseitige Wirkung

der Schwerkraft ausgeschaltet und kann bei allen weiteren Überlegungen außer Betracht gelassen werden. Es bleiben die Faktoren Licht und Substrat. Kommen die Faktoren aus entgegengesetzter Richtung, so wirken sie antagonistisch. Es kommt also das Wirkungsverhältnis der beiden Faktoren im Versuchsergebnis zum Ausdruck. Läßt man die Petrischalen unter allseitigem Lichteinfall am Klinostaten rotieren, orientiert das Substrat als einziger wirkender Induktor alle Oberseiten der heranwachsenden Thalli auf sich zu (FITTING 1935, 1937). Verdunkelt man andererseits während der gesamten Versuchszeit den Boden der Petrischalen, so daß das Licht nur durch den Deckel ("von oben") auf die Brutkörper trifft, dann werden alle Oberseiten zum Deckel, d. h. zum Licht hin ausgebildet. Durch die lange Lichteinwirkung wird die entgegengesetzte Substratwirkung völlig überdeckt (FITTING 1935).

So läßt sich ein Vergleichsmaß für die Lichtinduktionswirkung schaffen. Substratwirkung und Lichtwirkung können nicht getrennt werden. Aber man kann jene Lichtinduktionsdauer bestimmen, bei der sie der Substratinduktion die Waage hält. Das Verhältnis Ober- zu Unterseiten müßte möglichst nahe an 50 : 50 herankommen, um Abweichungen von der Gleichgewichtslage nach beiden Seiten in der Wirkung des zu variierenden Lichtfaktors erfassen zu können. Ist dieser Wert für weißes Licht bestimmt, so kann man damit die Wirkungen bestimmter Spektralbereiche vergleichen. Damit ist ein Vergleich dieser Bereiche selbst möglich.

Nach der einseitigen Lichtbehandlung wird durch Entfernen des Verdunklungspapiers von der Bodenschale Licht von allen Seiten gegeben, so daß die Induktionswirkungen oder die richtenden (orientierenden) Wirkungen des Lichts von diesem Zeitpunkt ab auf beiden Seiten gleich sind und sich die Waage halten, d. h. sich aufheben.

7. Auswertung

Der Auszählmethode wird die Brutkörpersymmetrie zugrunde gelegt, wie sie HALBSGUTH (1936, 1953) nachgewiesen hat. Die beiden Scheitel der Brutkörper sind als getrennte und voneinander unabhängige "Individuen" aufzufassen. Jeder Scheitel wiederum kann mit je zwei Thalli auskeimen. Dabei ist im Falle der doppelten Auskeimung eines Scheitels der eine Thallus (= D-Anlage) der Deckelschale und der andere (= B-Anlage) der Bodenschale zugekehrt. Das wäre nach FITTING (1935) der "ganz isolaterale Thallus". Die D-Anlage kehrt ihre Ventralseite zur Deckelschale, die B-Anlage zur Bodenschale, beide Anlagen ihre Dorsalseiten einander zu. Ist der Scheitel zum rein dorsiventralen Thallus ausgewachsen, so ist entweder nur die B- oder die D-Anlage zur Entwicklung gekommen. Zwischen rein dorsiventralen und isolateralen Thalli gibt es alle Übergänge, wobei neben einer voll entwickelten Anlage die andere in allen Zwischenstadien (Leiste, Flügel) auftreten kann. KOHLENBACH (1957) verwendet alle Erscheinungen dieser Art für seine Versuchsauswertung, was auch ganz der Fragestellung seiner Arbeit entspricht. HALBSGUTH (1958) verzichtet bei der Auswertung auf Flügel und Flügelandeutungen und benutzt zur Bestimmung des Induktionserfolges nur die rein dorsiventral ausgewachsenen Scheitel. Da - wie später noch deutlich werden wird - auch in den folgenden Versuchen Leisten und Flügel die Ergebnisse im Prinzip nicht verändern, beschränkt sich die Auswertung nur auf die voll ausgebildeten D- und B-Anlagen. Übereinstimmend mit der Auswertung, die HALBSGUTH (1958, S. 560) angibt, wird mit den folgenden Ergebnissen verfahren.

Es werden nur die rein dorsiventral ausgewachsenen Scheitel gewertet, denn nur diese sagen etwas über die Auswirkung einer Induktionsbehandlung aus. Das Kollektiv aller Dorsiventralen (= 100 %) ist die Bezugsgröße, wovon die Anteile B- und D-Anlagen in Prozentwerten ausgedrückt werden. Die Differenz zwischen den Prozentwerten von B- und

D-Anlagen - von nun an als (B-D) % bezeichnet - gilt als Maß für die Wirksamkeit des zu prüfenden Induktors. Ist diese Zahl positiv, so gibt es mehr B-Anlagen als D-Anlagen. Wirken Licht und Schwerkraft von verschiedenen Seiten und also in der orientierenden Wirkung antagonistisch, dann bedeutet $(B-D)\% > 0$, daß die Lichtinduktion die Substratinduktion in ihrer Wirkung übertroffen hat. Ist $(B-D)\%$ dagegen negativ, so sind mehr D-Anlagen als B-Anlagen zustande gekommen, und die Lichtinduktion war schwächer als die Substratinduktion. So läßt sich der zu untersuchende Induktionserfolg des Lichts mit einer Zahl ausdrücken und damit graphisch darstellen.

Der Anteil der Isolateralen im Versuchsergebnis sagt über den Erfolg einer Induktionsbehandlung nichts aus. HALBSGUTH (1958, S. 560) sagt dazu: "Für die Entwicklung isolateraler Scheitel ist das Gleichgewicht der Induktoren vor und bei der Keimung der Brutkörper weder unabdingbar notwendig, noch unter allen Umständen hinreichend". So bleiben die Isolateralen bei der Auswertung der folgenden Versuche meist unberücksichtigt, zumal ihr Anteil im allgemeinen weit unter 25 % aller gezählten Scheitel bleibt. Sie werden nur in den Versuchen erwähnt, wo sie mindestens in einer Schale mehr als 25 % aller gezählten Scheitel ausmachen.

Die Ergebnisse sind mindestens für die im Text daraus gezogenen Schlüsse statistisch sicher (KOLLER, Graphische Tafeln zur Statistik, Tafel 5).

C. Versuche

1. Die Bedeutung von Lichtintensität und Dauer der Induktionsbelichtung

Wie bereits erwähnt wurde, ist bei der Photoinduktion die Dauer der Bestrahlung, d. h. die Induktionszeit, von Bedeutung. Es ist zu erwarten, daß bei gleicher Induktionsdauer unterschiedliche Lichtintensitäten entsprechend verschiedene Induktionseffekte haben. Das wäre zu berücksichtigen, wenn in den folgenden Versuchen FarbfILTER verwendet werden, die z. T. unterschiedliche Gesamtdurchlässigkeiten aufweisen. Deshalb muß zunächst geklärt werden, ob überhaupt eine Abhängigkeit der Photoinduktion von der Lichtintensität besteht und in welchem Maße.

a) Abhängigkeit des Induktionserfolges von der Lichtintensität

Versuch 1

Im ganzen werden zehn Schalen beimpft. Die Brutkörper in den Schalen I - VIII bekommen eine 22stündige Lichtinduktion durch den Decke. (Bodenschale verdunkelt). In den Schalen I und II trifft das Licht ungemindert auf die Brutkörper. Die Intensität von 2000 Lux (vgl. Methodik S. 16) wird gleich 100 % gesetzt. Die Brutkörper in den Schalen III - VIII sollen mit unterschiedlichen Intensitäten photoinduziert werden. Die Beleuchtungsstärke wird deshalb mit Hilfe von Graufiltern variiert. Auf diese Weise erhalten die Brutkörper in

Schale	I	100	% = 2000 Lux
"	II	100	% = 2000 "
"	III	75	% = 1500 "
"	IV	50	% = 1000 "
"	V	34	% = 680 "

Schale	VI	26	% = 520 Lux
"	VII	10	% = 200 "
"	VIII	3,5	% " 70 "

Das Ergebnis zeigt Tabelle 1. Die erheblichen Lichtintensitätsunterschiede während der Photoinduktion kommen im Versuchsergebnis bei den Schalen I - VI nicht zum Ausdruck. Wenn man berücksichtigt, daß die entstehenden B-, bzw. D-Anlagen bei Versuchen mit gleichen Bedingungen stets um wenige Prozent streuen, stellt man fest, daß ein Intensitätsabfall von 2000 bis auf 500 Lux (Schale VI) die Photoinduktion nicht deutlich beeinflußt. Bei VII ist der Induktionserfolg geringer, aber erst bei Schale VIII, die nur noch 3,5 % der Ausgangsintensität erhielt, ist die Verringerung der Induktionswirkung unzweifelhaft deutlich. Die Anzahl der B-Anlagen nimmt ab, die der D-Anlagen und Isolateralen nimmt zu. Hier also, in diesem Bereich relativ schwacher Lichtintensität ist eine Abhängigkeit des Induktionseffektes von der Intensität feststellbar.

Es bleiben noch die Schalen IX und X zu besprechen, die als Kontrollen im Versuch mitliefen. Sie erhielten während der 22 h am Anfang des Versuchs keine einseitige Photoinduktion. Während dieser Zeit drehten sie aber schon am Klinostaten mit dem Unterschied, daß Schale IX von Anfang an das Licht von beiden Seiten bekam, während Schale X für die Induktionszeit von allen Seiten mit schwarzem Papier abgedunkelt war. Die D-Anlagen in Schale IX, die 96 % der Summe aller gebildeten Anlagen ausmachen, bringen zunächst einmal die fehlende einseitige Photoinduktion durch den Deckel gegenüber den Schalen I - VII klar zum Ausdruck. Die induktive Wirkung des Lichts war von beiden Seiten gleich stark, so daß als einseitig wirkender Induktor nur noch das Substrat blieb. Das gleiche Ergebnis wäre ebenfalls in Schale X zu erwarten, da auch hier nur das Substrat als einseitig wirkender Induktionsfaktor in Frage kommt. Dabei ist zu berücksichtigen, daß das Substrat während der 22 h Dunkelheit noch nicht als Induktor wirkt, da, wie FITTING

Tabelle 1

Versuch 1. Induktionserfolg verschiedener Lichtintensitäten. Einseitige Induktionsbelichtung am Klinostaten durch den Schalendeckel. Kontrollen IX und X: keine einseit. Ind.-Belichtung.

	Schale	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X
	Induktionsbehandlg. am Klinostaten	22 h weißes Licht (6 TL40W/55) durch die Deckelschale, Boden verdunkelt									
	Lux	2000	2000	1500	1000	680	520	200	70	Seiten Licht	22 h von beiden Seiten am Kli- nostaten
	% relat. Intens.	100	100	75	50	34	26	10	3,5	wie in I	0
	Anschließ.an die Induktionsbehandlg. Anzahl der ausge- werteten Scheitel	Graufilter und Verdunkelung entfernt, allseitiges weißes Licht 2000 Lux									
1	davon isolateral entw. Scheitel	96	100	100	97	100	100	100	100	100	100
2	Zahl = $\frac{\%}{\text{von 1}}$	12=13%	11=11%	12=12%	10=10%	11=11%	17=17%	14=14%	27=27%	-	24=24%
3	Summe aller dorsiventral entwickelten Scheitel	84	89	88	87	89	83	86	73	100	76
4	Anz.u.proz. Anteil der m. der B-Anl. ausgewachs. Schtlt. Zahl = $\frac{\%}{\text{von 3}}$	83=99%	88=99%	88=100%	86=99%	88=97%		80=93%	60=62%	4=4%	23=30%
5	Anz.u.proz. Anteil der m. der D-Anl. ausgewachs. Schtlt. Zahl = $\frac{\%}{\text{von 3}}$	1=1%	1=1%	0=0%	1=1%	3=3%	1=1%	6=7%	13=18%	96=96%	53=70%
6	Induktionserfolg (B-D) %	98	98	100	98	93	98	86	64	-92	-40

nachweisen konnte, die Substratinduktion nur im Licht stattfindet. Dann müßten aber spätestens nach Entfernen des Verdunklungspapiers am Ende der 22 h die gleichen Induktionsvorgänge einsetzen, wie bei Schale IX zu Beginn des Versuchs. Offensichtlich ist das aber nicht der Fall. Der größere Teil von B-Anlagen und Isolateralen sowie der kleinere Teil an D-Anlagen in Schale X zeigt eine weit schwächere Substratinduktion nach der Verdunkelung als in Schale IX.

Es ist demnach nicht so, daß die Substratinduktion durch Verdunkelung unbegrenzt aufschiebbar ist, um danach ebenso voll zur Wirkung zu kommen wie unmittelbar nach dem Beimpfen in Gegenwart von Licht. Es wäre denkbar, daß in einer anfänglichen Dunkelzeit die Fähigkeit der Brutkörper, auf eine Substratinduktion zu reagieren, abnimmt. Dann müßte bei hinreichend langer Verdunkelung vor dem Auskeimen der Brutkörper die Reaktion auf das Substrat ganz auszuschalten sein. Bei anschließender allseitiger Beleuchtung wären das Endergebnis eine gleiche Verteilung von B- und D-Anlagen oder, wenn im vorliegenden Fall die Isolateralen der Ausdruck für eine Gleichgewichtslage der Induktoren sind, nur Isolaterale. Die Antwort hierauf gibt der folgende Versuch.

b) Beeinflussung der Substratinduktion durch Verdunkelung bei Versuchsbeginn

Versuch 2

Sechs Schalen kommen an den Klinostaten. Die erste enthält als Kontrollschale von vornherein Licht von allen Seiten. Schale II bleibt 6 h, Schale III 12, Schale IV 24, Schale V 48 und Schale VI 96 h verdunkelt.

Das Ergebnis ist in Tabelle 2 wiedergegeben.

Die (B-C)%-Werte weisen von Schale I - V dieselbe Größen-

ordnung von - 100 auf und lassen einen Einfluß der vorangegangenen Dunkelbehandlung nicht erkennen. Das Kollektiv der Dorsiventralen ist also nicht, wie zumindest bei langer Vorverdunkelung erwartet wurde, 1 : 1 auf B- und D-Anlagen verteilt, sondern besteht durchschnittlich für alle sechs Schalen zu 99 % aus D-Anlagen. Danach kann man ein Geringerwerden der induktiven Wirkung des Substrats nach vorheriger Verdunkelung der Brutkörper (am Klinostaten) nicht annehmen. Das Ergebnis weicht damit von dem Ausfall von Versuch 1, Schale X, ab, wo nach 22stündiger Verdunkelung die B- und D-Anlagen im Kollektiv der Dorsiventralen so verteilt waren, daß $(B-D)\% = -40$ betrug. Dagegen zeigt das Ergebnis von Schale VI im vorliegenden Versuch - 84 für $(B-D)\%$ und damit auch eine geringe Abnahme der Substratwirkung. Der Wert ist jedoch noch zu niedrig, als daß er das Ergebnis von Versuch 1, Schale X, voll bestätigt.

Es bleibt noch der prozentuale Anteil der Isolateralen an der Summe aller gezählten Scheitel zu erwähnen. Er beträgt in Schale I ohne vorherige Verdunkelung 6 %, in Schale II bei 6 h und Schale III bei 12 h Verdunkelung 9 und 4 %. Diese repräsentieren den üblichen Anteil Isolateraler in fast allen Versuchen dieser Arbeit. Wie bereits erwähnt, sagen sie über das Induktionsgeschehen nichts aus und werden deshalb nicht in die Auswertung des Induktionserfolges einbezogen. Hier in diesem Versuch fällt aber die starke Zunahme von Isolateralen auf Kosten des Kollektivs der Dorsiventralen in den Schalen IV bis VI auf. Nach 24 h Dunkelbehandlung entstehen 19, nach 48 h 49 und nach 96 h 63 % Isolaterale.

Eine Dunkelzeit am Klinostaten von mehr als 22 h zu Beginn eines Versuchs bewirkt im darauffolgenden allseitigen Licht mit induktiver Wirkung also eine Zunahme der Isolateralen auf Kosten der Dorsiventralen. Daneben kann im Kollektiv der Dorsiventralen die Anzahl der D-Anlagen zugunsten der B-Anlagen abnehmen. Beide Erscheinungen wer-

Tabelle 2

Versuch 2. Nachwirkung unterschiedlich langer
Dunkelzeiten zu Beginn der Kultur am Klinostaten

Schale		I	II	III	IV	V	VI
	Verdunkelung am Klinostaten	-	6 h	12 h	24 h	48 h	96 h
	Anschliefend an Dunkelbehandlg.	allseitiges weißes Licht (2000 Lux)					
1	Anz. der ausgewer- teten Scheitel	88	78	90	56	89	70
2	dav. isolateral entw. Scheitel Zahl = % von 1	7=6.6	7=9.6	4=4.4	11=19%	43=49%	44=63%
3	Summe aller dorsivent. entw. Scheitel Zahl = % von 1	81=94%	71=91%	86=96%	45=81%	46=51.6	26=37%
4	Anz. u. proz. Anteil der mit d.B-Anl. ausgewachs. Sch. Zahl = % von 3	-	1=1%	-	-	1=2%	2=8%
5	Anz. u. proz. Anteil der mit d.D-Anl. ausgewachs. Sch. Zahl = % von 3	81=100%	70=99%	86=100%	45=100%	45=98%	24=92%
6	Ind.-Erfolg (B-D)%	-100	-98	-100	-100	-96	-84

den, soweit sie aus der Dunkelbehandlung resultieren, als "Dunkleffekt" bezeichnet. In der Besprechung der Ergebnisse wird noch darauf eingegangen.

Im übrigen bestätigt dieser Versuch, daß das Zustandekommen von Isolateralen nicht allein vom Gleichgewicht der Induktoren und auch nicht - wenn dieses gegeben ist - allein von bestimmten Bedingungen der Vorkultur abhängt (hierzu vgl. HALBSGUTH 1958, S. 560 ff). Hier bedingt das Fehlen jeglicher Induktion am Beginn der Keimung die Erhöhung des Prozentanteils der Isolateralen. Von "Beginn der Keimung" darf sicher gesprochen werden, weil FITTING (1939, S. 716) nachgewiesen hat, daß "hellgestimmte" Brutkörper in Nährlösung keimen - auch bei Dunkelheit.

Im methodischen Teil wurde schon darauf hingewiesen, daß die Dauer der Photoinduktionsbehandlung im Weißlicht ermittelt werden muß, bei der gegen die Induktion des Substrats das Verhältnis der zustandekommenden B- und D-Anlagen nahe an 50 : 50 herankommt, d. h. die Differenz (B-D)% soll möglichst Null sein.

c) Abhängigkeit des Induktionserfolges von der
Belichtungsdauer

Versuch 3

Von sechs beimpften Petrischalen werden die Brutkörper der Schalen I bis VI verschieden lange durch den Deckel belichtet. Die Brutkörper der Schale V erhalten keine einseitige Lichtbehandlung, sondern sind von Anfang an dem allseitigen Licht ausgesetzt. Bei der Schale VI bleibt der Boden 10 Tage bis zum Ende des Versuchs verdunkelt.

Das Ergebnis zeigt Tabelle 3. Unter den gegebenen Versuchsbedingungen steigt der Wert für (B-D)% von - 56 bei 12stündiger Induktionsbehandlung über 38 und 62 bei 14- und 16stündiger auf 80 bei 24stündiger einseitiger Belich-

Versuch 3. Auswirkung der Photoinduktion in Abhängigkeit von der Dauer der einseitigen Induktionsbelichtung

Schale		I	II	III	IV	V	VI
	Ind.-Belichtung durch den Deckel, Boden verdunkelt	12h	14h	16 h	24 h	allseit. Licht v. Anf. an	Boden ständig verdunk.
	Anschließ. an Ind.-Belichtg.	allseitiges Licht (2000 Lux)					
1	Anz. d. ausgewerteten Scheitel	98	96	86	100	92	104
2	dav. isolateral entw. Scheitel Zahl = $\frac{1}{2}$ von 1	8=8%	18=19%	9=10%	1=1%	0	3=3%
3	Summe aller dorsiventral entw. Scheitel	90	78	77	99	92	101
4	Anz. u. proz. Anteil d.m.d. B-Anl. ausgewachs. Scheitel Zahl = $\frac{1}{2}$ von 3	22=22%	54=69%	62=81%	89=90%	-	98=97%
5	Anz. u. proz. Anteil d.m.d. D-Anl. ausgewachs. Scheitel Zahl = $\frac{1}{2}$ von 3	70=78%	24=31%	15=19%	10=10%	92=100%	3=3%
6	Ind.-Erfolg (B-D)%	-56	38	62	80	-100	94

tung. Die Kontrolle in Schale V bringt das zu erwartende Ergebnis von 100 % D-Anlagen bei einseitiger Substratwirkung im allseitigen Licht und in Schale VI 97 % B-Anlagen infolge der dauernd einseitigen Lichtwirkung durch den Deckel.

Die gesuchte Induktionszeit für $(B-D)\% = 0$ läge nach diesem Versuch also zwischen 12 und 14 Stunden.

Folgende Überlegung gibt jedoch Veranlassung, für die kommenden Versuche die 14stündige Induktionszeit zu wählen. Wird nämlich mit weißem Licht ein bestimmtes Verhältnis B- und D-Anlagen erzielt, so ist kaum zu erwarten, daß mit irgendeinem begrenzten Spektralbereich der Anteil der B-Anlagen noch zu verstärken ist. Dabei wird angenommen, daß alle Wellenlängen des sichtbaren Spektrums gleichsinnig induzieren - wenn sie überhaupt induktiv wirksam sind. Die Induktionserfolge mit Teilbereichen des Spektrums werden also vermutlich niedriger sein als der durch das Weißlicht festgelegte Wert. Bleibt ein untersuchter Spektralbereich mehr oder weniger unwirksam, dann ist der entsprechende $(B-D)\%$ -Wert negativ und kann im Extremfall - 100 betragen.

d) Streuung der Ergebnisse von Versuchen gleicher Anordnung

Es muß geklärt werden, wie weit sich die Ergebnisse reproduzieren lassen und wie groß die Streuungen von Versuch zu Versuch gleicher Bedingungen sind.

In der Abb. 2 sind gemeinsam mit dem Ergebnis aus Versuch 3 die Ergebnisse aus drei Wiederholungen gleicher Anordnung als Kurven dargestellt. Die einzelnen Versuche liefen nacheinander in Abständen von 12 Tagen. Auf der Abszisse ist die Induktionszeit in Stunden abgetragen, auf der Ordinate der Induktionserfolg $(B-D)\%$.

Bei dem Vergleich der vier Kurven zeigen sich Abweichungen

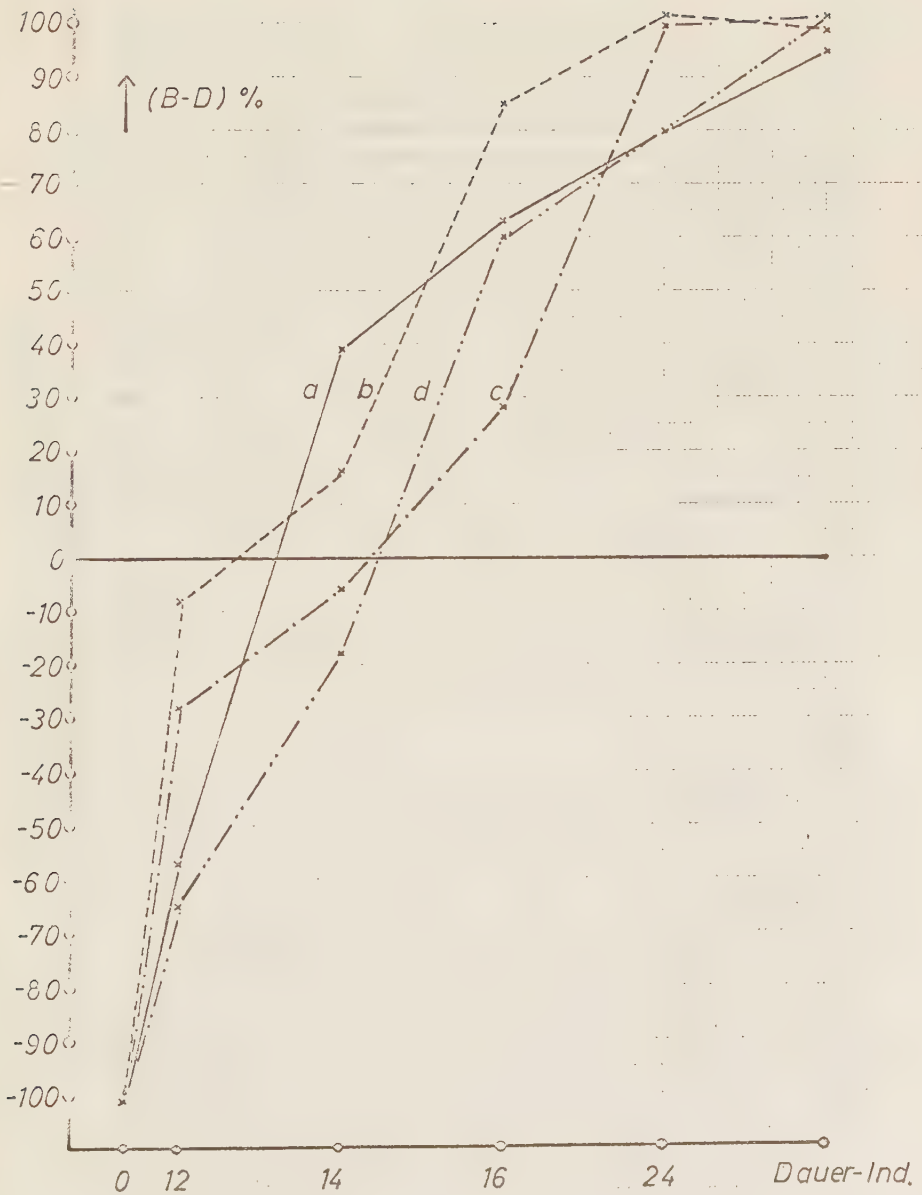


Abb. 2

Ind.-Belichtung h

Versuch 3 a,b,c,d.

Induktionserfolg aus vier Parallelversuchen gleicher Anordnung. Die Kurven zeigen den Anstieg des Induktionserfolges mit zunehmender Induktionszeit und die Streuungen der Ergebnisse zwischen den Einzelversuchen.

zwischen 20 % bei 24stündiger und 56 % (Skalenteile der Ordinate!) bei 12stündiger Induktion. Diese Streuwerte sind jedoch weniger bedeutungsvoll, da sich bei genügender Anzahl von Wiederholungsversuchen aus den Einzelwerten sichere Mittelwerte bilden lassen. Für die unterschiedlichen Ergebnisse von Versuch zu Versuch sind offenbar Faktoren verantwortlich, die das Reaktionsverhalten der Brutkörper beeinflussen, aber nicht ohne weiteres zu erkennen sind. So kann man sie auch nicht durch einfaches Konstanthalten aller Kultur- und Versuchsbedingungen in die Hand bekommen. Entscheidender als die Abweichungen der Ergebnisse von Versuch zu Versuch ist aber die Frage, ob alle Schalen innerhalb eines Versuchs untereinander Streuungen aufweisen und unterschiedliche (B-D)%-Werte von Schale zu Schale als wirkliche Reaktionen auf veränderte Versuchsfaktoren aufgefaßt werden können.

- e) Streuung der Ergebnisse aus Schalen gleicher Behandlung innerhalb desselben Versuchs

Versuch 4

Es soll geprüft werden, wie groß die Streuungen innerhalb eines Versuchs sind, wenn alle Schalen den gleichen Bedingungen ausgesetzt sind. Dazu werden die Brutkörper von sechs Schalen gleich lang, nämlich 14 h, photoinduziert. Das Ergebnis zeigt Tabelle 4. Daraus geht hervor, daß innerhalb eines Versuchs bei gleichen Bedingungen für jede Schale die Streuungen um einen Mittelwert weit geringer sind, als bei zeitlich verschiedenen Versuchsansätzen. Also finden die Schwankungen zwischen den Versuchsergebnissen einzelner Wiederholungsversuche in unterschiedlichen Voraussetzungen für jeden Versuch ihre Ursache. Welche Voraussetzungen es sind, kann jedoch nicht gesagt werden. Entscheidend ist die Tatsache, daß die Unterschiede der Ergebnisse zwischen den Gruppen ein und desselben Versuchs tatsächlich auf die von Schale zu Schale veränderten Versuchsfaktoren zurückgehen, denn diese Unterschiede las-

Tabelle 4

Versuch 4. Streuungen der Einzelergebnisse von Schalen gleicher Vorbehandlung innerhalb eines Versuchs. Die Extremwerte divergieren um acht (B-D)%-werte.

Schale	I	II	III	IV	V	VI
Ind.-Belichtung durch d. Deckel, Boden verdunkelt	14 h 2000 Lux					
Anschleiß. an Ind.-Belichtung	allseitiges Licht					
1 Anz. d. ausgewerteten Scheitel	100	98	100	100	96	98
2 dav. isolateral entw. Scheitel Zahl = % von 1	8=8%	1=1%	6=6%	10=10%	7=7%	2=2%
3 Summe aller dorsiventral entw. Scheitel	92	97	94	90	89	96
4 Anz. u. proz. Ant. der m.d.B-Anl. ausgewachs. Scheitel Zahl = % von 3	63=68%	68=70%	62=66%	62=66%	60=67%	67=70%
5 Anz. u. proz. Ant. der m. d. D-Ant. ausgewachs. Scheitel Zahl = % von 3	29=32%	29=30%	32=34%	28=34%	29=33%	29=30%
6 Ind.-Erfolg (B-D)%	36	40	32	32	34	40

sen sich reproduzieren und sind - wo sie beobachtet werden - wesentlich größer als die in Tabelle 4 erhaltenen Schwankungen.

2. Die Abhängigkeit der Photoinduktion von der Qualität des Induktionslichts

Alle bisher bekannten Versuche, bei denen das Licht als induzierender Faktor an der Ausbildung der Dorsiventralität keimender Marchantia-Brutkörper beteiligt war, wurden mit Mischlicht durchgeführt. Als Strahlungsquellen dienten bei Verwendung von diffusem Tageslicht die Sonne und bei Verwendung von Kunstlicht Glühfadenlampen oder Leuchtstoffröhren. Gemeinsam für alle Lichtarten ist die Tatsache, daß sie mindestens das gesamte sichtbare Strahlungsspektrum umfassen. Die Frage, welchen Strahlungsbereichen die induzierende Wirkung zukomme, wurde bisher nicht berührt.

Zunächst soll mit möglichst einfachen Mitteln festgestellt werden, ob überhaupt eine spektrale Abhängigkeit der Lichtinduktion besteht. Dazu dienen die Versuche 5 bis 7. Hierbei finden die selbstgefertigten Lichtfilter, die im methodischen Teil beschrieben sind, Verwendung.

a) Das Transmissionslicht der Farbfolien

Versuche 5 bis 7

Die Brutkörper je einer Schale werden mit blauem, grünem, gelbem und rotem Licht am Klinostaten einseitig bestrahlt. Dazu ist der Deckel jeder Schale mit einer Farbfolie abgedeckt und der Boden mit schwarzem Papier verdunkelt. So erfolgt eine mehrstündige Photoinduktion vom Deckel her in farbigem Licht. Zur Kontrolle bekommen die Brutkörper einer weiteren Schale die gleichlange einseitige Belich-

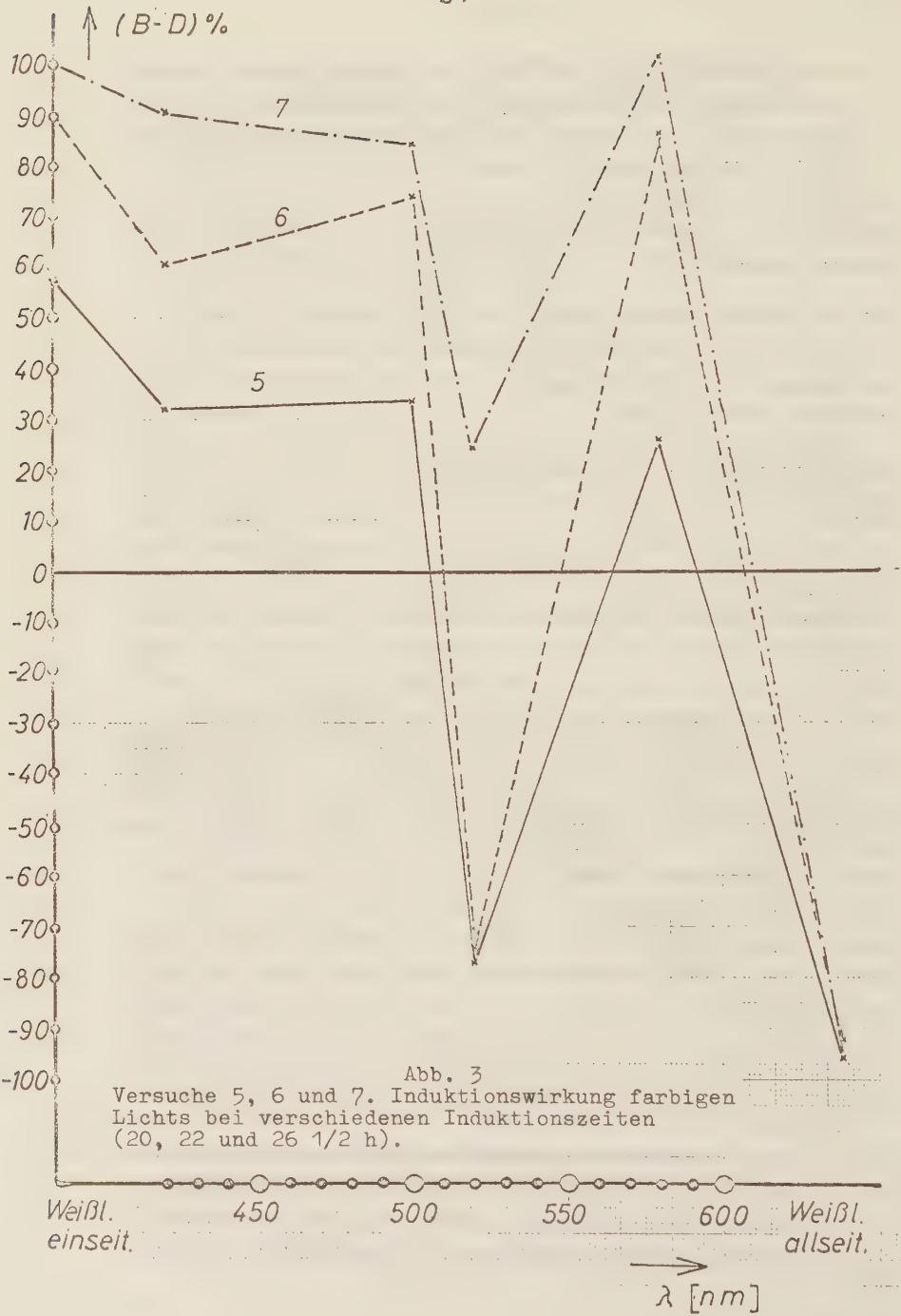
tung mit weißem Licht. Hier ist zur Intensitätsangleichung an die Farbfolien der Schalendeckel mit einer Lage Gaze abgedeckt. Nach der einseitigen Lichtbehandlung werden die Farbfolie und das schwarze Papier entfernt, so daß zur weiteren Entwicklung der keimenden Brutkörper das weiße Licht der Leuchtröhren durch Deckel- und Bodenschale einwirken kann.

Mit dieser Anordnung werden drei Versuche durchgeführt, die sich nur in den Induktionszeiten unterscheiden. Versuch 5 hat 20 h, Versuch 6 22 h und Versuch 7 26 1/2 h Induktionszeit.

Die Kurven in Abb. 3 zeigen die Abhängigkeit des Induktionseffekts von dem verwendeten Lichtfilter.

Die Kurvenpunkte für den Induktionserfolg nach Induzierung mit blauem und grünem Licht werden willkürlich auf die Wellenlängen gelegt, bei denen das verwendete Blau- und Grünfilter ihr Durchlässigkeitsmaximum haben. Für das gelbe und rote Licht liegen die Kurvenpunkte bei den Wellenlängen, wo die verwendeten Filter im Anstiegsbereich ihrer Transmissionskurve eine Durchlässigkeit von 65 % aufweisen. Das bedeutet nicht, daß die mit diesen Filtern erzielten Induktionseffekte genau auf die Wellenlängen zurückgehen, bei denen die Punkte aufgetragen sind. Außerdem muß betont werden, daß mit den Verbindungslinien zwischen den einzelnen Kurvenpunkten nicht etwa Zwischenwerte dargestellt werden sollen. Es wäre falsch, hieraus wellenlängenabhängige Induktionseffekte abzulesen. Der Punkt für die Weißlichtkontrolle liegt jeweils am Anfang der Kurve auf der Ordinate. Den Endpunkt jeder Kurve bildet eine weitere Kontrolle, bei der die Brutkörper von Anfang des Versuchs an dem allseitigen Weißlicht ausgesetzt waren.

Die Lage der Kurvenpunkte bringt zunächst einmal zum Ausdruck, daß eine Photoinduktion außer im einseitigen Weißlicht auch im Durchlicht des Blau-, Grün- und Rotfilters stattgefunden hat. Das Durchlicht der Gelbfolie weist kei-



ne Induktionswirkung auf, und es zeigt sich nur die induktive Wirkung des Substrats. Das gleiche Ergebnis bringt die zweite Kontrollschale am Kurvenende. Hier aber kommt die Substratwirkung nicht deshalb zum Ausdruck, weil induktiv wirksames Licht fehlt, sondern weil es von allen Seiten auf die Brutkörper einwirkt.

Bei 20stündiger Induktionsbehandlung ist von der Wirkung des Blaulichts zu der des Grünlichts ein Anstieg von 2 (B-D)% zu verzeichnen. Dieser geringe Unterschied kann jedoch als Streuung aufgefaßt werden und sagt daher über Induktionsunterschiede nichts aus. Der Abfall zur Gelblichtwirkung ist beträchtlich, der darauffolgende Anstieg im Rotlicht ebenfalls.

Durch die Anwendung einer 22stündigen Induktionszeit gegenüber der 20stündigen ergibt sich lediglich eine proportionale Induktionsverstärkung für die als wirksam erwiesenen Bereiche. Der Anstieg von der Blaulichtwirkung zur Grünlichtwirkung ist hier etwas größer, und die Wirkung des Rotlichts übersteigt beide. Der Meßpunkt aus dem unwirksamen Gelblicht bleibt sogar in unmittelbarer Nähe vom Vergleichspunkt des 20-Stundenversuchs.

Der Versuchsausfall mit 26 1/2stündiger Induktionsbelichtung folgt im Prinzip auch noch den beiden vorhergehenden Versuchen. Nur steigert sich hier die Induktion im Grünlicht nicht entsprechend der Wirkung im Blau- und Rotlicht. Dieser Punkt bleibt im Streuungsbereich des Vergleichspunktes mit der 22stündigen Induktionszeit. Der Induktionswert für Gelblicht fällt auch hier im Vergleich zu den übrigen Kurvenpunkten stark ab, nur weicht er erheblich von seinen Vergleichswerten der ersten beiden Versuche ab. Das bedeutet jedoch nicht, daß bei hinreichend langer Induktionsdauer (hier also 26 1/2 Stunden) auch das Gelblicht induktiv wirksam wird. Vielmehr kommt die Tatsache zum Ausdruck, daß die Exposition von 26 1/2 h im nicht induzierenden Gelblicht in diesem Zusammenhang bereits wie eine Dunkelbehandlung wirkt. Das erinnert an

das gleiche Phänomen in Versuch 1, Schale X, wo nach 22 h Dunkelheit im darauffolgenden allseitigen Weißlicht auch ein Teil B-Anlagen auf Kosten der D-Anlagen ausgebildet wird.

Gemeinsam für alle Kurven ist der Abfall von der Induktionswirkung des Weißlichts gegen die des Blau- und Grünlichts.

Zur weiteren Besprechung der Versuchsergebnisse müssen die Transmissionskurven der verwendeten Farbfolien, die in Abb. 4 dargestellt sind, herangezogen werden. Dabei zeigt sich, daß die Gesamttransmission der Gelbfolie von 480 nm an aufwärts die Durchlässigkeit der Rotfolie mit einschließt. (Die etwas größere Durchlässigkeit der Rotfolie bei $\lambda = 610$ nm ist bei den ohnehin starken Transmissionsgraden zwischen 80 und 90 % bedeutungslos.) Läge also die induktiv wirksame Strahlung, die mit dem Rotlicht gegeben wurde, bei $\lambda = 480$ nm, dann wäre sie auch in dem verwendeten Gelblicht enthalten gewesen, und der Induktionserfolg hätte hier wie da gleich sein müssen. Wenn also die Induktion im Gelblicht ausbleibt, dann könnte man vermuten, daß in dem zusätzlichen und kürzerwelligen Durchlaßbereich der Gelbfolie eine Strahlung liegt, die die Photoinduktion längerwelliger Spektralbereiche annulliert.

Der Verlauf der Transmissionskurve der Rotfolie hat aber bereits bei 450 nm ein zweites, wenn auch weit schwächeres Maximum von 15 %. Zwischen diesem und dem Durchlässigkeitsminimum bei 500 nm fällt die Kurve nur flach ab, und es ist sehr wahrscheinlich, daß der gesamte Induktionserfolg des verwendeten Rotlichts auf diese "Verunreinigung" mit Blaulicht von $\lambda = 480$ nm zurückzuführen ist.

Der Versuch muß mit reinem Rotlicht wiederholt werden.

Die Durchlässigkeit der Grünfolie beginnt im Kurzwelligen bei $\lambda = 460$ nm, endet im Langwelligen bei $\lambda = 550$ nm und hat ihr Maximum bei $\lambda = 497$ nm. Bei 486 nm schneiden sich

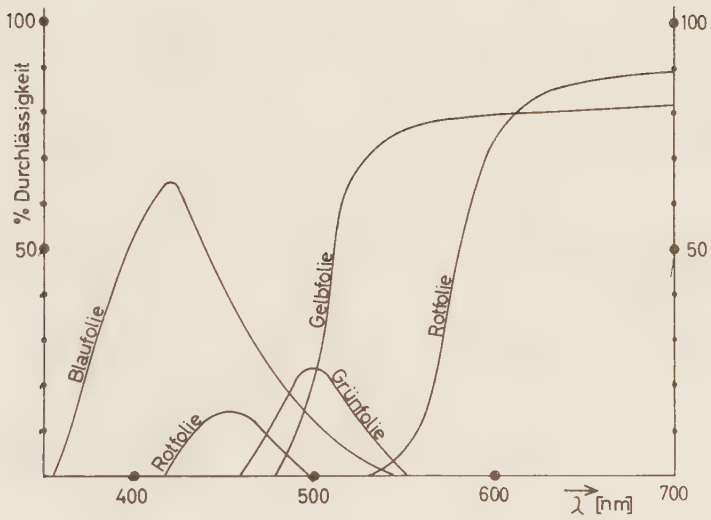


Abb. 4

Transmissionskurven der
selbstgefertigten Farb-
folien

die Transmissionskurven der Grün- und Blaufolie. So haben beide Filter einen gemeinsamen Durchlaßbereich zwischen 460 und 550 nm. Bei 550 nm endet auch die Transmission der Blaufolie nach dem Langwelligen hin. In diesem gemeinsamen Bereich muß die Strahlung liegen, die sowohl im Grünlicht als auch zumindest teilweise im Blau-licht die Induktion bewirkt hat. Außerdem läuft aber die Transmissionskurve der Gelbfolie in diesen Bereich und endet bei 480 nm. Bedenkt man, daß mit dem Gelblicht praktisch keine Induktion zu erzielen ist, dann scheidet der Teil $\lambda > 480$ nm aus dem "kritischen Dreieck" von vornher-ein aus und es bleibt bei dem durch das Grünfilter trans-mittierten Licht eine schmale Zone zwischen 460 und 480 nm, in der induktive Strahlung liegt. Das bedeutet wiederum nicht, daß sie nur hier zu suchen sei, denn die scharfe Begrenzung der Induktionswirkung, wie sie uns die Trans-missionskurve der Gelbfolie nach dem Langwelligen hin liefert, fehlt vorerst nach dem Kurzwelligen. Somit kön-nen auch noch kürzere Wellenlängen als die um 460 nm her-um an der Photoinduktion beteiligt sein.

b) Die induktive Wirkung des langwelligen Spektral-bereichs zwischen 600 und 700 nm Wellenlänge

Der folgende Versuch soll klären, ob der starke Induk-tionserfolg, der in den Versuchen 5 bis 7 bei Verwendung der Rotfolie erzielt worden war, tatsächlich auf Strah-lung von $\lambda > 550$ nm zurückzuführen ist, oder aber durch den geringen Blauanteil zwischen 420 und 480 nm Wellenlänge bewirkt worden war. Eine Photoinduktion mit Wellenlängen $\lambda > 700$ nm kann nicht stattgefunden haben, da die in den Versuchen verwendeten Leuchtstoffröhren in diesem Bereich keine nennenswerte Strahlung mehr aufweisen.

Tabelle 5

Versuch 8. Ausbildung der Dorsiventralität nach einseitiger Rotlichtbestrahlung. Schale I bis IV: unterschiedliche Bestrahlungszeiten, V: Kontrolle.

	Schale	I	II	III	IV	V
	Ind.-Belichtg. 600 - 700 nm durch den Deckel Boden verdunk.	12 h	16 h	20 h	24 h	24 h all- sei- tig
	AnschlieB. an Ind.-Belichtg.	allseitiges Weißlicht				
1	Anz.d.ausgewer- teten Scheitel	102	100	102	102	100
2	dav.isolateral entw.Scheitel Zahl = % von 1	10=10%	16=16%	14=14%	10=10%	16=16%
3	Summe aller dorsiventral entw.Scheitel	90	84	88	92	84
4	Anz.u.proz.Ant. der m.d.B-Anl. ausgewachs.Sch. Zahl = % von 3	4=4%	6=7%	3=3%	4=6%	6=7%
5	Anz.u.proz.Ant. der m.d.B-Anl. ausgewachs.Sch. Zahl = % von 3	86=96%	78=93%	85=97%	88=94%	78=93%
6	Ind.-Erfolg (B-D)%	-92	-86	-94	-88	-86

Versuch 8

Die Versuchsgestaltung ist im Prinzip die gleiche wie in den Versuchen 5 bis 7. Zur Erzeugung des Rotlichts werden hier jedoch keine Filter, sondern drei Philips-Leuchtstoffröhren vom Typ TL40W/15 verwendet, die nur im Bereich zwischen 600 und 700 nm Strahlung emittieren. Um gleichzeitig eine mögliche Wirkung unterschiedlicher Induktionszeiten mitzuerfassen, wird verschieden lange durch den Deckel beleuchtet. Das Versuchsergebnis ist in Tabelle 5 wiedergegeben. Der Versuch bringt zwei verschiedene Ergebnisse:

1. Die einseitige Belichtung mit Rotlicht ohne induktive Wirkung,
2. Das Ausbleiben der Substratinduktion im allseitigen Rotlicht.

Alle Schalen von 12 bis 24 h Induktionsdauer zeigen keinerlei Induktionswirkung des eingestrahlten Rotlichts. Wäre eine Induktion mit Rotlicht gegeben, dann müßte (B-D)% mit länger werdenden Bestrahlungszeiten von 12 - 24 h ansteigen. Die Werte in I² IV heben sich von der Kontrolle in Schale V, deren Brutkörper 24 h lang durch Deckel- und Bodenschale dem Rotlicht ausgesetzt waren, im Ergebnis nicht ab. Die Dorsiventralitätsinduktion begann also erst mit einsetzendem allseitigen Weißlicht durch das Substrat. In Schale V wirkte ja das Rotlicht 24 h lang nicht nur durch den Deckel, sondern auch durch die Bodenschale. Dann hätte also das Substrat durch die Gegenwart von Licht von Beginn des Versuchs an induktiv wirksam sein können und das Ergebnis ein Anstieg des Anteils der D-Anlagen sein müssen. Eine weitere Kontrollschale, deren Brutkörper von Anfang an dem allseitigen Weißlicht ausgesetzt gewesen wären, hätte, abgesehen von einer möglichen geringen Streuung, 100 % D-Anlagen hervorgebracht. Aus technischen Gründen konnte diese Kontrollschale in diesem Versuch nicht mitlaufen. Der Wert läßt sich aber aus der großen Anzahl von Versuchen, die im Rahmen dieser Arbeit durchgeführt (z. T. nicht verwertet) wurden und alle diese Kontrolle enthielten, extrapolieren und ohne Bedenken auf diesen Versuch übertragen. Gleiche Bedingungen galten für die Brutkörper im allseitigen Rotlicht. Jedoch die völlige Übereinstimmung des Versuchsausfalls in Schale V mit dem in Schale I bis IV (in Schale II sogar zahlenmäßig), deren Boden während der Induktionszeit verdunkelt war, zeigt, daß das Rotlicht ebensowenig die Substratinduktion in Gang bringt wie Dunkelheit. Die Rotlichtbehandlung bewirkt also in allen Schalen dieses Versuchs den "Dunkeleffekt", der in Versuch 2 beschrieben ist. Das heißt auch, daß die induktive Wirkung des Substrats nicht nur an Licht schlechthin gebunden ist, sondern an induktiv wirksame Spektral-

bereiche. In der Diskussion wird darauf zurückzukommen sein.

Es bleibt noch der Spektralanteil zwischen 500 und 600 nm zu untersuchen, ob in diesem Bereich induktiv wirksame Strahlung liegt, die den Induktionserfolg unter der selbstgefertigten Folie bewirkt hat.

c) Das Licht der Natrium-Dampflampe

Versuch 9

Die Photoinduktionsbehandlung erfolgt mit dem gelben Licht der Philips-Natriumdampflampe SO 140. Die Strahlung dieser Lampe liegt laut Werksangabe zum größten Teil bei den Linien 589,0 und 589,6 nm. Zur Ausfilterung des geringen Infrarotanteils dient eine Glasküvette mit 8 cm Wasserschicht. Um auch hier nur die Wirkung der Lichtqualität zu erfassen, muß die Intensität über dem Minimalwert liegen, oberhalb dessen die Induktion intensitätsunabhängig ist. Dieser Schwellenwert liegt im Weißlicht bei 200 Lux (vgl. Vers. 1), d. h., daß der Intensitätsanteil bei 589,0 und 589,6 nm nur einen Bruchteil der 200 lx ausmacht. Wenn nun das Luxmeter im Licht der Na-Dampflampe 1200 lx anzeigt, so ist das zwar wegen der unterschiedlichen spektralen Empfindlichkeit der Photozelle keine absolute Intensitätsangabe, besagt aber, daß die Lichtintensität der Na-Dampflampe weit über dem besagten Schwellenwert des Weißlichts liegt und somit der Versuchsausfall nur von der Lichtqualität bestimmt wird.

Hier zeigt das Ergebnis (Tabelle 6) eine schwache Induktionswirkung. In den Schalen I, II und III ist der Induktionserfolg (B-D)% durchschnittlich 31 % höher, als in der Kontrolle, Schale IV. Mit einer Verlängerung der Induktionsbelichtungszeit von 18 (Schale II) auf 24 h (Schale III) erhöht sich der (B-D)%-Wert geringfügig. Der niedere Wert von Schale IV bringt gegenüber I - III die

Tabelle 6

Versuch 9. Ausbildung der Dorsiventralität nach einseitiger Gelblichtbestrahlung. Schale I - III: unterschiedliche Bestrahlungsteiten, IV: Kontrolle.

	Schale	I	II	III	IV
	Ind.-Belichtg. Na-Dampflampe durch den Deck. Boden verdunk.	12 h	18 h	24 h	24 h allseitig
	Anschließ. an Ind.-Blichtg.	allseitiges Weißlicht			
1	Anz.d.ausgewerteten Scheitel	100	100	100	100
2	dav.isolateral entw.Scheitel Zahl = % von 1	20	27	18	14
3	Summe aller dorsiventral entw.Scheitel	80	73	82	86
4	Anz.u.proz.Ant. der m.d.B-Anl. ausgewachs.Sch. Zahl = % von 3	15=19%	13=18%	18=22%	5=6%
5	Anz.u.proz.Ant. der m.d.D-Anl. ausgewachs.Sch. Zahl = % von 3	65=81%	60=82%	64=78%	81=94%
6	Ind.-Erfolg (B-D)%	-62	-64	-56	-88

fehlende einseitige Induktionsbehandlung zum Ausdruck, wenn nicht sogar eine Substratinduktion bereits während der 24 h allseitigen Gelblichts. Auch das würde eine induktive Wirkung des Gelblichts voraussetzen, da sich erwiesen hat, daß das Substrat nur in Gegenwart von induktiv wirksamer Strahlung Dorsiventralität induziert.

Es ist jedoch fraglich, ob es sich hier um eine Induktionswirkung des Gelblichts handelt. Der Induktionserfolg kommt ja nur in dem geringen Anstieg von II nach III zum Ausdruck und in dem tieferen Wert von Schale IV gegenüber I - III. Alle Werte liegen aber im stark negativen Bereich,

während unter Anwendung wirklich induzierender Strahlung von der gleichen Intensität wie das hier verwendete Gelblicht (vgl. Versuch 1) bei 24 h einseitiger Induktionsbelichtung (B-D)% 100 beträgt. Entsprechend ist im allseitigen Licht mit induktiver Wirkung (B-D)% = - 100. Wenn hier also ein Induktionserfolg schwach angedeutet ist, dann kann dieser auf eine Beimengung induktiver Strahlung im Licht der Natriumlampe zurückgehen, die aber dann so geringe Intensität hat, daß ihr Induktionserfolg unter den gegebenen Versuchsbedingungen nicht größer sein kann. So ist vielleicht das Ergebnis als Abweichung vom "Dunkel-effekt" aufzufassen, den das ganz reine Gelblicht hervor-gebracht hätte.

Aus dieser Überlegung wurde die spektrale Reinheit der Natriumlampe im Spektralphotometer überprüft. Setzt man den Ausschlag bei der 589 nm-Linie gleich 100 %, dann zeigt sich bei den Wellenlängen 500, 490, 460 und 330 nm ein Ausschlag von je 1 %, d. h., im Bereich $\lambda \leq 500$ nm erfolgt eine Emission von 4 % der Energie der Hauptlinie.

Ob dieser geringe Energiebetrag im vorliegenden Versuch die Ursache für die schwache Induktionswirkung ist, kann jedoch nur durch genaue quantitative Untersuchungen entschieden werden. Bis jetzt ist damit die induktive Wirkung des Gelblichts der Natriumlampe noch nicht gesichert und soll daher hier nicht weiter diskutiert werden.

d) Das Transmissionslicht der Schott-Farbgläser

Versuch 10

Zur exakten Aussonderung begrenzter Bereiche aus dem sichtbaren Strahlungsspektrum werden Filtergläser der Fa. Schott & Gen. ausgewählt. Die Durchlaßkurven der verwendeten Filter entstammen dem Schott-Katalog und sind in Abb. 5 wiedergegeben. Die Versuchsgestaltung ist die gleiche wie in den Versuchen 5 bis 7, nur werden zur Induktionsbelichtung statt der Filterfolien die Farbgläser verwendet.

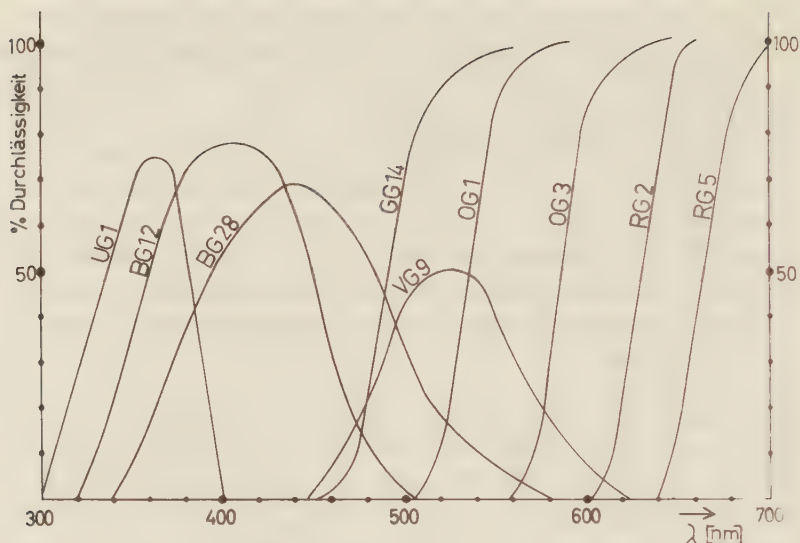


Abb. 5
Transmissionskurven
der Schott-Farbgläser

Die Kurve in Abb. 6 gibt den Mittelwert der Ergebnisse von fünf Versuchen gleicher Anordnung wieder, die im Abstand von durchschnittlich 20 Tagen durchgeführt wurden.

Auf der Ordinate ist der Induktionserfolg abgetragen. Die Abszisse trägt die wellenlängeneinteilung von 410 bis 650 nm. Der Anfangspunkt jeder Kurve liegt auf der Ordinate und stellt die Kontrolle mit einseitiger Weißlichtinduktion dar. Den Endpunkt bildet die zweite Kontrolle ohne einseitige Lichtinduktion. Die Kurvenpunkte dazwischen geben die Ergebnisse der Schalen mit einseitiger Induktionsbelichtung im Farblicht wieder. Ihr Abstand von der Ordinate richtet sich nach der Durchlaßkurve des jeweils verwendeten Filters. An diesen Stellen sind über der Abszisse die entsprechenden Filtertypen notiert und darunter die Nummern der Petrischalen, die mit dem Filter

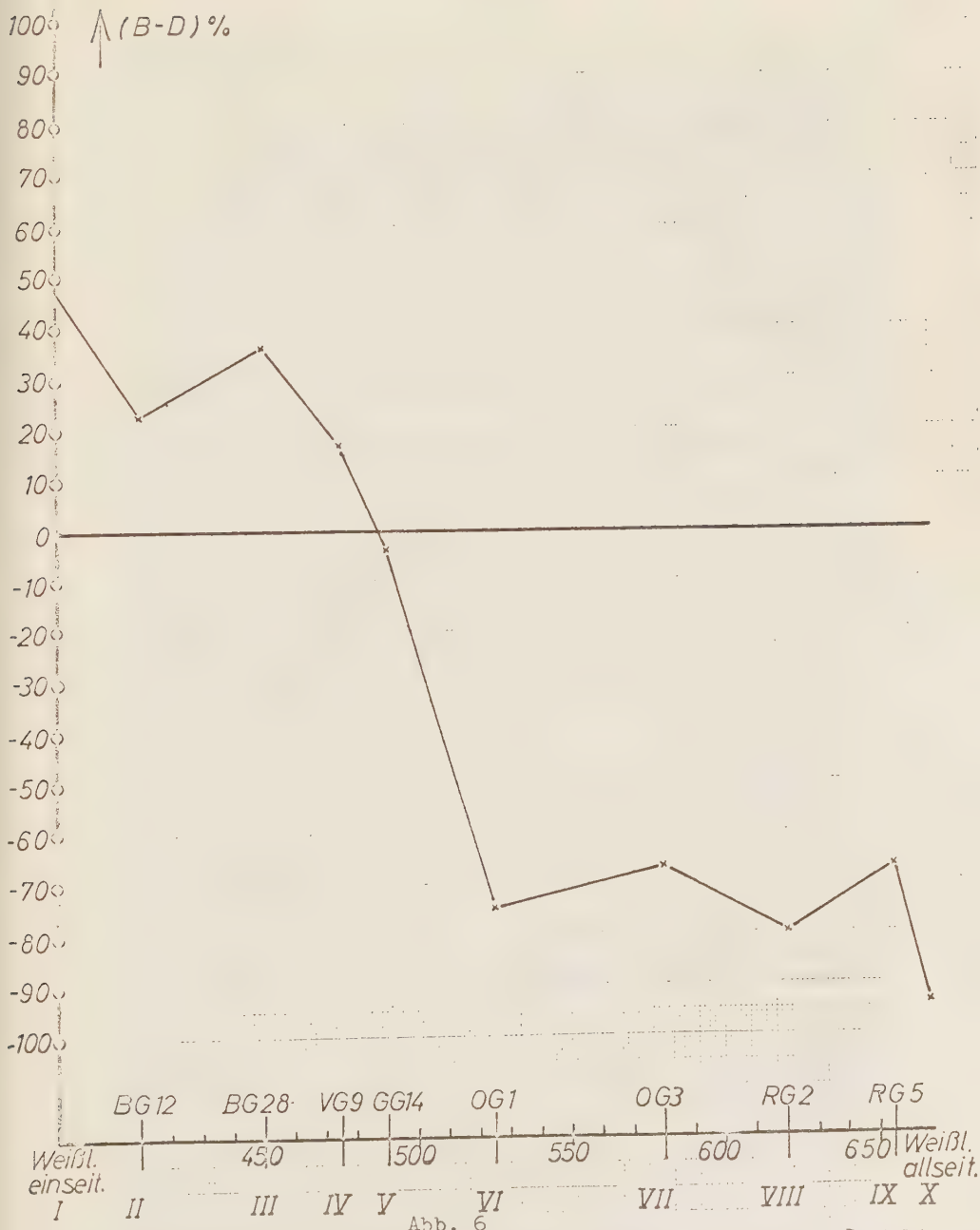


Abb. 6
Mittelwertskurve der Ergebnisse von fünf Versuchen gleicher Anordnung (Versuch 10 a - d). Induktionserfolg nach 14 h einseitiger Belichtung mit unterschiedlicher Spektralbereichen. λ [nm]
Schale I und X: Weißlichtkontrollen.

abgedeckt waren. Für die Filter RG5, RG2, OG3 und OG1 liegen die Punkte da, wo die Transmissionskurve 20 % Durchlässigkeit aufweist. Wollte man aber für die Filter GG 14 und VG9 die Kurvenpunkte auch auf die Durchlässigkeitswerte von 20 % legen, dann würden sie für beide Filter bei 480 nm zu liegen kommen. Deshalb sind die Induktionswerte für GG14 bei 50 % Durchlässigkeit, das ist bei 490 nm, eingetragen und nur für VG 9 bei 20 % Durchlässigkeit auf der kurzwelligen Seite, also bei der Wellenlänge 475 nm. Die Transmission des Blaufilters BG28 schließt den Bereich zwischen 400 und 580 nm ein. Hier wurden die Kurvenpunkte willkürlich auf die Wellenlänge 450 nm gelegt. Für BG12, dessen Durchlässigkeit noch weiter nach dem Kurzwelligen verschoben ist und erst bei 500 nm beginnt, liegen die Punkte bei 410 nm.

Die Schalen I - IX unterscheiden sich also durch die Spektralbereiche, mit denen die Brutkörper bestrahlt werden. Dabei stellt die Schale I die Kontrolle dar. Hier dient zur Photoinduktion weißes Licht, das durch das Graufilter in seiner Intensität dem farbigen Licht angeglichen ist. Die Brutkörper der Schale X erhalten keine einseitige Induktionsbehandlung, sondern von vornherein weißes Licht durch Deckel- und Bodenschale. Auch diese Kontrolle hat sich im Laufe der Versuchsreihen als zweckmäßig erwiesen, da sie trotz der Konstanz aller Kultur- und Versuchsbedingungen nicht immer das zu erwartende Ergebnis von 100 % D-Anlagen zeigte. Überschritt nämlich der Anteil der B-Anlagen 10 %, dann mußte ein anderer Faktor im Sinne der einseitigen Lichtbehandlung gewirkt haben. Dann war es auch wahrscheinlich, daß diese Wirkung ebenfalls im Ergebnis der übrigen Schalen enthalten war und den Effekt zugunsten der Photoinduktion verfälschte. Diese Versuche wurden nicht gewertet.

Die einseitige Induktionsbelichtung beträgt für alle Schalen (außer Schale X) 14 Stunden.

Soweit sich pro Schale alle 50 Brutkörper, die ausgesät

wurden, normal entwickelt haben, können 100 Scheitel ausgewertet werden.

Aus dem Ergebnis in Schale X ist die Substratwirkung als einziger einseitiger Induktionsfaktor klar zu erkennen. Der Wert für $(B-D)\% = 50$ in Schale I bei Versuch 10 a spiegelt deutlich die vorangegangene einseitige Induktionsbehandlung gegenüber der Schale X wider, bei der die einseitige Photoinduktion fehlt und $(B-D)\% = -100$ ist. Mit diesen beiden Werten lassen sich die Induktionserfolge der übrigen Schalen vergleichen. Das soll an Hand des Versuchs 10 a erläutert werden.

Die $(B-D)\%$ -Werte betragen bei Schale II 24, Schale III 50 und bei Schale IV 44. Die Werte sind positiv und entsprechen damit dem Ergebnis in Schale I. Das heißt, wie bei der Kontrolle mit weißem Licht findet hier Photoinduktion mit farbigem Licht statt. Bei Schale V zeigt sich ein Abfall für $(B-D)\%$ auf -22 in den negativen Bereich. Photoinduktion findet zwar unter diesem Filter statt, doch in erheblich geringerem Maße, als in den vier ersten Schalen. Für die Schalen VI bis IX sind die negativen Werte noch größer (-82 , -68 , -96 und -82) und nähern sich dem Kontrollwert von Schale X, ohne ihn jedoch ganz zu erreichen. Ob für die verbleibende Differenz noch eine schwache Photoinduktion verantwortlich ist oder aber die Abweichung von Wert X eine andere Ursache hat, soll später diskutiert werden.

Wie bei der Beschreibung der Kurven aus den Versuchen 5 bis 7 sei auch hier darauf hingewiesen, daß die Induktionserfolge nicht allein auf die Wellenlängen zurückzuführen sind, bei denen die Kurvenpunkte aufgetragen sind. Die Frage aber, welche Spektralbereiche bei der Photoinduktion der Dorsiventralität wirksam sind, wird durch den Kurvenverlauf beantwortet. Dazu müssen die Durchlaßkurven der Filtergläser herangezogen werden (Abb. 5).

Mit den Filtern RG5, RG2, OG3 und OG1 kommt keine Photo-

induktion zustande. Das heißt, daß größere Wellenlängen als 510 nm (d. i. der Punkt, wo die Transmission des OG1 beginnt) an der Photoinduktion der Dorsiventralität nicht beteiligt sind. Erinnern wir uns der Tatsache, daß in den Versuchen 5 - 7 mit der Gelbfolie ebenfalls die Photoinduktion ausblieb, dann können wir zusätzlich noch die Wellenlängen bis herab auf 480 nm, wo die Durchlässigkeit der Folie endet, aus der weiteren Betrachtung ausklammern. Die Transmissionskurve von GG14 endet nach dem Kurzwelligen hin bei 450 nm. Dieser neu hinzukommende schmale Bereich von 30 nm liefert bereits den ersten deutlichen Induktionserfolg. Die Induktion wird mit dem VG9 noch verstärkt, dessen Durchlaßkurve allerdings nur knapp unterhalb von 450 nm endet.

Bei diesen Betrachtungen ist zu berücksichtigen, daß vom Nullpunkt an gemessen im Anstiegsbereich der Transmissionskurve über die ersten 20 nm hinweg nur sehr geringe Strahlungsenergien die Filter passieren und physiologisch wirksam werden können. Der begrenzende Faktor in der Wirksamkeit physiologisch aktiver Strahlen, die gerade noch im Durchlaßbereich der Filter liegen, ist also die zu geringe Intensität. Immerhin handelt es sich in diesen "Ecken" nur um wenige Prozent von der Gesamtdurchlässigkeit der Filter. Diese Überlegung trifft sowohl für GG14 als auch für VG9 zu. Der höhere Induktionserfolg mit dem VG9-Filter gegenüber dem GG14-Filter ist also mit dem zunächst steileren Anstieg der Durchlaßkurve von VG9 zu erklären und damit der etwas größeren Intensität der wirksamen Strahlung zwischen 450 und 480 nm zuzuschreiben. Das sind bei 450 nm für VG9 16 % Durchlässigkeit gegenüber nur 8 % bei GG14. Der Induktionserfolg eines bestimmten Intervalls wirksamer Wellenlängen ist also abhängig vom entsprechenden Integral der Transmissionskurve des Filters über diesen Wellenlängen. Von 450 bis 480 nm ist dieser Wert für VG9 etwa doppelt so groß wie für GG 14.

Unter dem Blaufilter BG 28 ist die Photoinduktion am stärk-

sten. Der größte Teil seiner Durchlässigkeit liegt zwischen 400 und 500 nm. Hier wird die physiologisch wirksame Strahlung nicht bis in die unterschwelligten Bereiche hinein gemindert, wo sich unterschiedliche Intensitäten verschieden auswirken.

Im Vergleich zu BG 28 ist der Induktionserfolg mit BG 12 wieder etwas geringer. Er entspricht eher dem von VG 9. Die Transmission von BG 12 ist bei 500 nm gleich Null, steigt nach dem kurzwelligen hin an und hat bei 475 nm einen Wert von 15 % (vgl. VG 9 = 16 %). Gäbe es bei $\lambda < 475$ nm noch weitere induktive Strahlung, dann könnte sie, da die Kurve von BG 12 steil ansteigt, mit höherer Intensität das Filter passieren, so daß der Sättigungswert wie bei BG 28 erreicht würde, oberhalb dessen sich Intensitätsunterschiede nicht mehr auswirken. Andererseits kann sich der Induktionsabfall mit BG 12 gegenüber BG 28 auch aus der Tatsache erklären, daß etwa ab 475 nm die Emission der Leuchtstoffröhren gegen kürzere Wellenlängen hin abfällt und damit wieder die Intensität der begrenzende Faktor ist.

Es wurde gesagt, daß die Photoinduktion mit Strahlung von $\lambda > 480$ nm Wellenlänge ausbleibt. Trotzdem liegen die (B-D)%-Werte der Schalen VI bis IX höher als der Kontrollwert von Schale X. Das besagt aber nicht, daß in den Schalen VI bis IX doch, wenn auch geringe, Induktion vorliegt. Die 14stündige Induktionszeit dürfte vielmehr als "Dunkelbehandlung" aufzufassen sein, nach der auch hier wieder das Reaktionsverhalten der Brutkörper im allseitigen Weißlicht verändert ist.

Die bisherigen Untersuchungen, bei denen begrenzte Bereiche aus dem sichtbaren Strahlungsspektrum zur Photoinduktion der Dorsiventralität verwendet wurden, haben gezeigt, daß mit Strahlung von $\lambda > 480$ nm keine Lichtinduktion mehr stattfindet. Dagegen kann mit Blaulicht von $\lambda < 480$ nm Photoinduktion erzielt werden, die der Wirkung des Weißlichts annähernd entspricht. Dabei deutet sich sogar eine quanti-

tative Abstufung des Induktionserfolges unter den Filtern GG 14, VG 9, BG 28 und BG 12 an. Abgesehen von Versuch 10 e ist ein Abfall der Induktionswirkung vom BG 28 zum BG 12 vorhanden. Es wurde schon darauf hingewiesen, daß gegen die kurzwellige Grenze des Spektrums die Emission der Leuchtstoffröhren stark abnimmt. Bei $\lambda < 400$ nm Wellenlänge tritt keine nennenswerte Strahlung weiter auf. Will man also untersuchen, ob noch kürzere Wellenlängen als 400 nm auch induktiv wirksam sind, dann ist eine andere Lichtquelle erforderlich.

e) Die 365 nm-Emissionslinie der Quecksilberdampfampe

Versuch 11

Zur Erzeugung des Induktionslichts wird die Philips-Hochdruck-Quecksilberdampfampe mit fluoreszierender Kolbenwand (Typ HPL 400) verwendet. Alle Wellenlängen von $\lambda > 400$ nm werden mit dem UG 1 herausgefiltert, so daß nur die Linie bei 365 nm wirksam werden kann. Tabelle 7 zeigt das Ergebnis. Photoinduktion findet statt. Der Induktionserfolg ist jedoch bei 14stündiger Induktionszeit (Schale I) erheblich geringer als in Versuch 10 bei den Schalen mit Blaulichtinduktion gleicher Dauer. Durch 20stündige Belichtung unter dem UG 1 (Schale II) steigert sich die Induktionswirkung auf $(B-D)\% = 42$, ohne jedoch den Kontrollwert der Weißlichtinduktion $(B-D)\% = 84$ in Schale III zu erreichen. Vielleicht ist hier wieder die Intensität der begrenzende Faktor, der den Induktionserfolg in den Schalen I und II geringer sein läßt als in der Weißlichtkontrolle. Die Annahme wird durch den Verlauf der Transmissionskurve gestützt, die der Deckel der Petrischale mit der Agarschicht aufweist. Abb. 7 stellt den Kurvenverlauf dar, der im Spektralphotometer gemessen wurde. Danach fällt die Durchlässigkeit vom Langwelligen zum Kurzwelligen kontinuierlich ab und ist bei 310 nm gleich Null. So ist es denkbar, daß die 365 nm-Linie nach der teilweisen Absorption im UG 1-Filter bei dem Durchgang durch das Glas der

Tabelle 7

Versuch 11. Induktionserfolg nach einseitiger Belichtung mit Philips HPL 400. Schale I u. II: Belichtung m.Emissionslinie 365 nm, Sch.III: Bel.m.Gesamtspektrum d.Lampe, Sch.IV: Kontr.

	Schale	I	II	III	IV
	Ind.-Belichtg. durch d.Deckel Boden verdunk.	14 h	20 h	20 h	-
	Filter	UG1	UG1	Grauf.	-
	Anschlie. an Ind.Belichtg.	allseitiges Licht d. HPL 400 ohne Filter			
1	Anz.d.ausgewer- teten Scheitel	100	100	100	100
2	dav.isolateral entw.Scheitel	3	11	-	2
3	Summe aller dors.entw.Sch.	97	89	100	98
4	Anz.u.proz.Ant. der m.d.B-Anl. ausgewachs.Sch. Zahl = % von 3	18=19%	63=71%	92=92%	-
5	Anz.u.proz.Ant. der m.d.D-Anl. ausgewachs.Sch. Zahl = % von 3	79=81%	26=29%	8=8%	98=100%
6	Ind.-Erfolg (B-D)%	~ 62	42	84	~100

Deckelschale und die Agarschicht zusammen so viel an Intensitt einbt, da der Schwellenwert unterschritten wird, unter dem die Photoinduktion intensittsabhngig wird. Die Frage aber, ob zwischen 310 und 400 nm noch induktiv wirksame Strahlung liegt, ist durch den Versuch positiv beantwortet. Es bleibt zu untersuchen, ob noch krzere Wellenlngen als 310 nm Dorsiventralitt induzieren. Dazu ist eine andere Versuchsgestaltung notwendig, als sie bisher getroffen wurde.

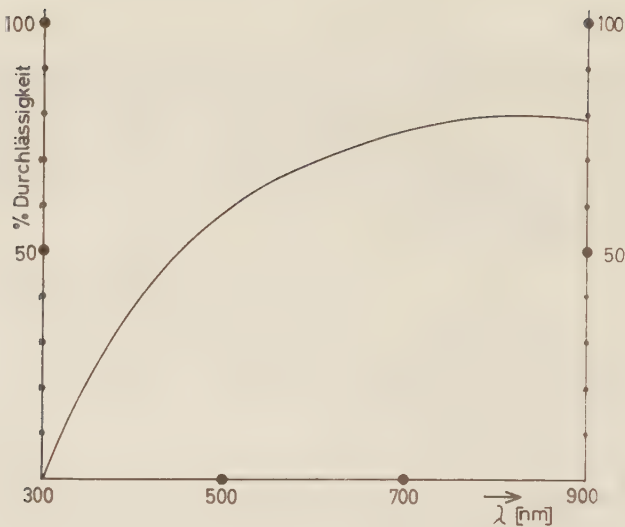


Abb. 7

Transmissionskurve von 1 mm Agar + 1 mm Glas

f) Das ultraviolette Strahlungsspektrum

Versuch 12

Zur Erzeugung des UV-Lichts dient der Quecksilber-Hochdruckbrenner Q 400 der Quarzlampengesellschaft m. b. H. Hanau. Die relative spektrale Energieverteilung ist in Tabelle 8 wiedergegeben. Die Werte sind der Literatur

Tabelle 8

Relative spektrale Energieverteilung des
Quecksilber-Hochdruckbrenners Q 400

in nm	248	254	265	270	280	289	297	302	313	334	366	405/8	436
rel. Energ.	9	37	24	4	10	6	16	32	81	7	100	43	61
	UV-C					UV-B					UV-A		

entnommen (Meyer-Seitz 1949).

Zur Bestrahlung mit dem gesamten Spektrum der Lampe werden die Petrischalen im Abstand von 60 cm unter dem Brenner aufgestellt. Um die Filterwirkung des Schalendeckels und des Agars auszuschalten, bleiben die Schalen offen, so daß das UV direkt auf die Brutkörper trifft. Dabei ist die schädigende Wirkung des UV-B und UV-C auf das Eiweiß zu berücksichtigen. Deshalb muß die Strahlung so dosiert werden, daß durch eine mögliche Eiweißschädigung die weitere Entwicklung der Brutkörper nicht beeinträchtigt wird. Diese Forderung gestattet aber nur kurze Bestrahlungszeiten von wenigen Minuten. So handelt es sich hier nicht um eine Photoinduktion wie im bisherigen Sinne mit vielstündiger Dauer, sondern zunächst nur um einen Versuch, mittels ionisierender Strahlen die Ausbildung der Dorsiventralität im keimenden Brutkörper zu beeinflussen. Obgleich, wie später diskutiert werden soll, hierbei wahrscheinlich andere Prozesse eine Rolle spielen als bei der Induktion mit sichtbarem Licht, soll die UV-Bestrahlung auch als Photoinduktion bezeichnet werden. Die kurze Bestrahlungsdauer von wenigen Minuten unmittelbar nach dem Beimpfen gestattete, die Photoinduktion im Stand vorzunehmen. Während dieser Zeit kann eine Geoinduktion noch nicht wirksam werden. Außerdem schließt die kurze Bestrahlungszeit eine Dorsiventralitätsinduktion mit dem nichtionisierenden langwelligen Strahlungsanteil (UV-A) des UV-Brenners aus. Anschließend nach der Bestrahlung kommen die Petrischalen wie in den vorigen Versuchen an den Klinostaten und rotieren dort im allseitigen Weißlicht bis zum Ende des Versuchs.

Das Ergebnis ist in Tabelle 9 dargestellt. Von acht Schalen werden die Brutkörper der Schalen I - V, VII und VIII mit UV bestrahlt. Schale VI stellt die unbehandelte Kontrolle dar. Die Bestrahlungszeit ist für die Schale I 1/2 min., Schale II 1 min., Schale III und VIII 2 min., Schale IV 4 min. und für die Schalen V und VII 8 min.

Tabelle 9

Versuch 12: Induktionswirkung einseitiger UV-Belichtung in Abhängigkeit von der Bestrahlungsdauer. Erläuterung im Text.

	Schale	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII
	Einseitige UV-Ind.-Belichtg. 60 cm Abstand	1/2min	1 min	2 min	4 min	8 min	-	8 min	2 min
	Anschließ. an Ind.-Belichtg.	Weißlicht 2000 Lux allseitig							
	Anz.d.ausgewerteten Scheitel	100	100	100	100	100	100	100	100
1	dav.isolateral entw. Scheitel	4	16	31	43	16	-	39	-
3	Summe aller dorsiventral entw. Scheitel	96	84	69	57	84	100	61	100
4	Anz.u.proz.Ant. der m.d.d.-Anl. ausgewachs. Sch. Zahl = % von 3	8=8%	14=17%	30=43%	13=23%	8=10%	-	53=87%	100%
5	Anz.u.proz.Ant. der m.d.d.-Anl. ausgewachs. Sch. Zahl = % von 3	88=92%	70=83%	39=57%	44=77%	76=90%	100%	8=3%	-
6	Länge in mm	8	7	7	5	4	8	2	7
7	Breite in mm	1,8	1,5	1,5	1,5	1,2	1,9	1	1,5
8	Ind.-Erfolg (B-D)%	-84	-66	-14	-54	-80	-100	74	100

Zusätzlich werden in die Zeilen 6 und 7 der Tabelle die durchschnittliche Länge und Breite der Doppelthalli nach 11 Tagen Wachstum eingetragen.

Schon in Schale I zeigt sich nach 1/2 min UV-Bestrahlung der Induktionserfolg $(B-D)\% = -84$ gegenüber der unbehandelten Kontrolle in Schale VI $(B-D)\% = -100$. Die doppelte Bestrahlungszeit von 1 min in Schale II steigert die Induktionswirkung auf $(B-D)\% = -66$. Das Induktionsmaximum $(B-D)\% = -14$ bringt die Schale III nach 2minütiger UV-Behandlung. Die Brutkörper der Schale VIII erhalten auch 2 min UV, nur erfolgt die weitere Beleuchtung am Klinostaten auch einseitig im Sinne der UV-Behandlung. Erwartungsgemäß ergibt sich hier für $(B-D)\%$ der Wert 100, da zusätzlich zur kurzen UV-Induktion die ständige Weißlichtinduktion für die restliche Versuchsdauer kommt. Nach Schale III gibt es einen Abfall auf $(B-D)\% = -54$ in Schale IV bei 4 min und weiter auf $(B-D)\% = -84$ in Schale V bei 8 min Bestrahlung. Die Brutkörper der Schale VII werden ebenfalls 8 min bestrahlt, nur bleibt auch hier, wie in Schale VIII der Schalenboden während der restlichen Versuchszeit am Klinostaten verdunkelt, so daß das Licht dauernd nur durch den Schalendeckel die Brutkörper trifft. Danach wären, wenn man die UV-Wirkung als normale Photoinduktion auffaßt, 100 % B-Anlagen zu erwarten, und $(B-D)\%$ müßte 100 betragen. Statt dessen beträgt dieser Wert aber nur 74. Diese Tatsache deckt sich mit dem Versuchsausfall in den Schalen IV und V, wo nach längerer Bestrahlungszeit als 2 min die induktive Wirkung des UV wieder abklingt.

Hier ist noch der Anteil der Isolateralen am Versuchsergebnis interessant. Ihr Häufigkeitsmaximum liegt nicht bei dem Induktionsmaximum von 2 min UV-Behandlung, sondern bei einer Bestrahlungszeit von 4 min. Hier sind 43 aller gezählten Scheitel mit der B- und D-Anlage ausgewachsen. Bei Bestrahlung von 8 min Dauer fällt der Anteil der Isolateralen auf 16, wenn bei anschließender Ro-

tation am Klinostaten das Licht allseitig auf die Brutkörper fällt. Ist der Boden verdunkelt, dann liegt der Prozentwert der Isolateralen wieder im Bereich des erzielten Maximalwertes bei 4 min UV-Behandlung. Die geschilderten Ergebnisse werden im folgenden Kapitel noch eingehend besprochen.

D. Besprechung der Ergebnisse

Die Versuche über die Abhängigkeit der Photoinduktion von der Intensität des verwendeten Lichts ergeben bei 22 h Beleuchtung einen Sättigungswert für die Beleuchtungsstärke bei etwa 200 Lux. Unterhalb dieses Wertes ist die Photoinduktion von der Lichtintensität abhängig, oberhalb dagegen nicht. Der ermittelte Grenzwert gilt für die Kultur- und Versuchsbedingungen, wie sie in den vorangegangenen Kapiteln beschrieben sind. Dabei ist zu berücksichtigen, daß alle Intensitätswerte an der Klinostatenachse in Richtung Lampen gemessen wurden. Die Petrischalen mit den Brutkörpern rotierten aber um diese Achse im Abstand zwischen 5 und 25 cm und sind dadurch ständig wechselnden Beleuchtungsstärken ausgesetzt. Der genannte Sättigungswert stellt also keinen quantitativen Schwellenwert für die lichtphysiologische Reaktion dar, die sich bei der Photoinduktion der Dorsiventralität im keimenden *Marchantia*-Brutkörper abspielt, gibt aber wohl Auskunft über die Größenordnung. Es genügen also zur Photoinduktion schon geringe Lichtintensitäten. In allen bisher bekannten Versuchen mit *Marchantia*-Brutkörpern, bei denen das Licht als Induktor der Dorsiventralität verwendet wurde, liegt die Intensität oberhalb des Sättigungswertes, worüber sich der Induktionserfolg nicht steigern läßt. Das mag auch FITTING (1937, S. 182, 239) zu der Annahme geführt haben, daß unterschiedliche Lichtintensitäten keinen Einfluß auf den Wirkungsgrad der Photoinduktion haben. Die Frage nach der Umschlagreaktion in der Ausbildung der Dorsiventralität bei Verringerung des Schalenabstandes von der Lampe hat er nicht weiter verfolgt (1937, S. 222).

Nachdem sich herausgestellt hat, daß bei niederen Bestrahlungsenergien der Induktionserfolg intensitätsunabhängig ist, wäre es denkbar, daß innerhalb dieses Abhängigkeitsbereiches das Reizmengengesetz bei der Photoinduktion in Erscheinung tritt. Diese Frage bleibt für weitere Untersuchungen offen.

Die Photoinduktion der Dorsiventralität im keimenden Marchantia-Brutkörper ist von der Wellenlänge des induzierenden Lichts abhängig. Der Bereich $\lambda > 480$ nm ist induktiv unwirksam. Nur Licht mit Wellenlängen $\lambda < 480$ nm kann Dorsiventralität induzieren.

Es gibt viele Lichtreaktionen bei Pflanzen, die ebenfalls nur auf die Wirkung des kurzwelligen Spektralbereichs mit kleineren Wellenlängen als 500 nm zurückgehen. Das Aktionspektrum des Phototropismus ist hierfür charakteristisch. Als die Photorezeptoren werden dabei Karotine und das Riboflavin angenommen. Man kann auf Grund der Befunde auch bei der Photoinduktion der Dorsiventralität im Marchantia-Brutkörper die Beteiligung dieser Substanzen als lichtabsorbierende Pigmente vermuten. Eine Entscheidung darüber, welches der Pigmente tatsächlich vorliegt, kann hier allerdings nicht getroffen werden. Die hier ermittelte Wirkungskurve stellt nur qualitativ die Induktionserfolge relativ breiter Spektralbereiche dar und gestattet keinen näheren Vergleich mit dem Absorptionsverlauf bestimmter Pigmente. Ohne die Anwesenheit der Karotine im Marchantia-Brutkörper und ihre Beteiligung an der Lichtabsorption auszuschließen, könnte aber gerade das Riboflavin für die Photoinduktion der Dorsiventralität eine Rolle spielen. Dies würde gut zu der Hypothese von HALBSGUTH (1953) passen, wonach bei der Induktion der Dorsiventralität im keimenden Marchantia-Brutkörper Wuchsstoff eine Rolle spielt. Danach wäre bei der Photoinduktion mit mehreren Möglichkeiten zu rechnen:

1. Verlagerung des Wuchsstoffes auf die lichtabgewandte Seite,
2. Inaktivierung von Wuchsstoff auf der lichtzugekehrten Seite und
3. Überwiegen der lichtabhängigen Wuchsstoffproduktion bei erhöhter Lichtintensität über die ersten beiden Möglichkeiten oder

- 3 a) bei stärkerer Intensität des Lichtes findet in beiden Anlagen des Scheitels "Sättigung" statt, so daß das Licht keinen Unterschied mehr in ihnen hervorruft und somit die induktive Wirkung fortfällt.

Abgesehen von der allgemeinen Bestätigung, die die Hypothese durch HALBSGUTH und KOHLENBACH (1953) und KOHLENBACH (1957) erfahren hat, sind bis jetzt für einen der Punkte, die HALBSGUTH zur Deutung der Photoinduktion nennt, keine experimentellen Belege gebracht worden.

Das Ergebnis dieser Arbeit, daß nämlich die induktive Wirkung ausschließlich dem Licht mit kleineren Wellenlängen als 480 nm zukommt, spricht für den Punkt 2.

Seit GALSTON und BAKER (1949) die Photooxydation der IES mit Hilfe von Riboflavin als lichtabsorbierendes Pigment in vitro durchführen konnten, gilt diese Reaktion als entscheidender Vorgang in der Mechanik des Phototropismus. Dieses kann übertragen werden. Das Riboflavin absorbiert Licht und sensibilisiert damit den oxydativen Abbau der IES. Trifft das Licht dabei nur eine Seite des Brutkörpers, dann bleibt die IES auf der unbelichteten Seite (gleichgültig, in welcher Form sie vorliegt) intakt und es entsteht der Wuchsstoffgradient, der das Auskeimen der unbelichteten Anlage begünstigt.

Einen weiteren Hinweis, daß Riboflavin als Photorezeptor am Induktionsgeschehen beteiligt sein kann, gibt der Induktionserfolg mit der Emissionslinie bei 365 nm der HPL-Lampe. In diesem Bereich hat das Pigment ein zweites Absorptionsmaximum.

Durch Bestrahlung der Brutkörper mit dem UV-Licht des Quecksilber-Hochdruckbrenners kann ebenfalls Dorsiventralität induziert werden. Nur muß man vielleicht hierbei einen prinzipiell anderen Reaktionsmechanismus annehmen, als er sonst bei der Photoinduktion mit sichtbarem Licht abläuft.

Das fordert vor allem die vergleichsweise viel kürzere Induktionszeit von wenigen Minuten, die für sichtbare Strahlung weit unter der Präsentationszeit liegt.

Für das sichtbare Licht wurde die Induktionswirkung mit der Absorption am Riboflavin und damit als Sensibilisierung des oxydativen Abbaus der IES gedeutet. In diesem Sinne klärt sich auch die mehrstündige Belichtungsdauer, die erforderlich ist, um im Brutkörper den notwendigen Wuchsstoffgradienten hervorzurufen. Erstens kann die Abbaureaktion selbst entsprechend langsam verlaufen, zweitens kann sie durch ständige Neubildung von IES im Licht teilweise kompensiert werden. Bei Bestrahlung mit ultraviolettem Licht dagegen braucht der Wuchsstoffabbau nicht unbedingt über den Umweg eines strahlungsabsorbierenden Pigments zu laufen, denn die IES selbst absorbiert Strahlung von $\lambda < 315$ nm. Das sind Wellenlängen aus dem Bereich von UV-B und UV-C. Wie in der Arbeit gezeigt werden konnte, werden zwar auch größere Wellenlängen aus dem UV-A im Brutkörper absorbiert, doch ist für das Wirksamwerden etwa der 365-nm-Linie mehrstündige Bestrahlungszeit erforderlich. Deshalb kann man wohl annehmen, daß die Wirkung der UV-Bestrahlung von wenigen Minuten auf die Wellenbereiche von $\lambda < 315$ nm zurückgeht. Dann könnte die Photolyse des Wuchsstoffs direkt erfolgen. Diese Reaktion dürfte auch schneller verlaufen als der indirekte Abbau über die Sensibilisierung eines Pigments.

Bei dem Versuch, die Induktionswirkung des UV mit der direkten Photolyse des Wuchsstoffs und dem damit verbundenen Entstehen eines Gradienten zu deuten, darf die Wirkung ultravioletter Strahlen auf andere Substanzen des Brutkörpergewebes nicht übersehen werden. Die hohen UV-Dosen (1/2 bis 8 min in 60 cm Entfernung!) dürften im Brutkörper noch ganz andere Prozesse bewirken, die man nicht überblicken kann. Die intensive Bestrahlung wird auch der Grund für die Wachstumsstörungen sein, die die Thalli aus den bestrahlten Brutkörpern nach 10 Tagen Klinostatenkul-

tur aufweisen. Die Verhältnisse im Brutkörper werden unphysiologisch. Unter diesem Blickpunkt verringert sich die Aussagekraft der Ergebnisse zum Dorsiventralitätsproblem sehr. Sieht man einmal von den Nebenwirkungen der ultravioletten Strahlen im Brutkörper ab, dann bleibt der Befund, daß durch UV-Bestrahlung von 1/2 bis 2 min Dauer eine zeitabhängige Induktionssteigerung stattfindet, bei längerer Bestrahlung jedoch der Induktionserfolg wieder zurückgeht. Man kann diese Erscheinung als ähnliche Umschlagreaktion auffassen, die FITTING (1937, S. 222) erwähnt hat. Er fand, daß bei starker Annäherung der Kulturschalen an die Lampe die D-Anlagen statt der B-Anlagen entwickelt werden. Im vorliegenden Versuch betrug die Beleuchtungsstärke 60 cm unter der UV-Lampe ein Mehrfaches des Induktionslichts der vorangegangenen Versuche. Das kann für die Photoinduktion eine überoptimale Intensität bedeuten, die bei längerer Einwirkungszeit als 2 min zu der Umschlagreaktion führt.

Auffallend ist die große Zahl von Isolateralen, die bei 1/2 - 8 min Bestrahlungszeit ihr Häufigkeitsmaximum bei 4 min aufweisen. LA RUE und NARAYANASWAMI (1954) konnten auch durch UV-Bestrahlung der Marchantia-Brutkörper die Zahl der sich daraus entwickelnden Isolateralen vermehren. Unter dem Einfluß des ultravioletten Lichts könnte die Verteilung von Wuchs- und Baustoffen zwischen der B- und D-Anlage so verlaufen, daß beide Anlagen zur Entwicklung kommen.

Für weitere Deutungen der UV-Wirkung bei der Ausbildung der Dorsiventralität fehlen die experimentellen Belege. Zunächst wäre erforderlich, bei der UV-Behandlung der Brutkörper die Strahlungsintensität durch Vergrößerung des Lampenabstandes zu verringern, um Schädigungen so weit wie möglich auszuschalten. Um zu klären, ob das ultraviolette Licht direkt an der IES der Brutkörper angreift, müßte ein Aktionsspektrum zwischen 200 und 315 nm, nämlich im Absorptionsbereich der IES, aufgestellt werden.

Es ist noch die induktive Wirkung des Substrats zu diskutieren. Schon FITTING (1937, S. 265) hat erkannt, daß die Substratinduktion nur im Licht stattfindet. Darüber hinaus konnte in der vorliegenden Arbeit wahrscheinlich gemacht werden, daß die Substratinduktion ganz speziell an den induktiv wirksamen Spektralbereich von 480 nm gebunden ist. FITTING (1942, S. 353) weist darauf hin, daß die Substratwirkung indirekt ist, und erwägt wegen ihrer Bindung an das Licht einen Zusammenhang mit der CO_2 -Assimilation. Er nimmt demnach an, daß die Assimilation an den Vorgängen der Photoinduktion beteiligt ist. HALBSGUTH (1953, S. 101) betrachtet die Induktionswirkung des Substrats unter dem Blickpunkt der Wuchsstoffhypothese. In der dem Substrat anliegenden Brutkörperseite könnte die Atmung behindert und infolgedessen die Wuchsstoffwirkung in dieser Anlage herabgesetzt sein. Als zweite mögliche Deutung führt er die Herabsetzung der Wuchsstoffsynthese durch Behinderung der Assimilation in der dem Substrat anliegenden Brutkörperhälfte an. Die Photosynthese läuft aber in reinem Rotlicht durchaus ab. Wäre die Substratwirkung an die Photosynthese oder über diese an eine mit ihr verknüpfte Wuchsstoffsynthese gebunden, dann müßte eine Substratwirkung im Rotlicht feststellbar sein. Es hat sich aber gezeigt, daß im Rot keine Substratinduktion stattfindet. Damit ist ein Zusammenhang zwischen Substratwirkung und Photosynthese fraglich geworden. Das Problem bedarf weiterer Untersuchungen.

Eine Dunkelzeit zu Beginn des Versuchs bewirkt im anschließenden allseitigen Weißlicht eine Abnahme des Kollektivs an Dorsiventralen und eine Zunahme an Isolateralen. Je länger die Dunkelbehandlung dauert, um so mehr Isolaterale kommen zustande. 24 h Dunkelheit liefern 19 %, 48 h 49 % und 96 h 63 % Isolaterale von allen gezählten Scheiteln. Zu beachten ist dabei die Zunahme der Gesamtzahl ausgetriebener Anlagen. Daher ist zu vermuten, daß sich nach einiger Zeit der Verdunkelung die Konkurrenzlage der alternativen Anlagen geändert hat. Beide haben vielleicht in der

Dunkelheit schon eine gewisse Entwicklung durchgemacht und sprechen auf die einseitige Substratinduktion im Licht nicht mehr an. Es ist aber auch denkbar, daß der frisch entnommene Brutkörper vom Brutbecher her mit einem Hemmstoff versorgt ist, der ein sofortiges Auskeimen auf dem Substrat verhindert. Dann könnte das Substrat als Abfangmedium für den Hemmstoff dienen und eine zeitlang günstigere Keimungsbedingungen für die abgewandte Anlage schaffen. FRIES (1963) hat für alle Teile des Marchantiathallus die Anwesenheit von Hemmstoff K nachweisen können, für ungekeimte Brutkörper jedoch nicht. Das besagt aber noch nicht, daß der Brutkörper nicht noch einen oder mehrere Stoffe enthält, die auch die Keimung hemmen, jedoch mit den Methoden von FRIES nicht nachzuweisen sind. Damit bleibt die Frage nach dem Zustandekommen der Isolateralen unter den geschilderten Versuchsbedingungen für weitere Untersuchungen offen.

E. Zusammenfassung der Ergebnisse

Die Photoinduktion der Dorsiventralität im keimenden Marchantia-Brutkörper wurde in ihrer Abhängigkeit von der Intensität und spektralen Wirkung des Lichts untersucht. Das führte zu folgenden Ergebnissen:

1. Unter den gegebenen Vorkultur- und Versuchsbedingungen ist zur Erzeugung von B- und D-Anlagen im Verhältnis 50 : 50 gegen die induktive Wirkung des Substrats im allseitigen Weißlicht von 6 Philips-TL40W/55-Leuchtstoffröhren eine vorherige einseitige Induktionsbelichtung mit mindestens 200 Lux durch den Schalendeckel von 12 - 14 h erforderlich.
2. Innerhalb eines Versuchs ist die Streuung der Ergebnisse von Schale zu Schale mit gleicher Behandlung gering, bei zeitlich verschiedenen Versuchen ist sie größer.
3. Unterhalb von 200 Lux Beleuchtungsstärke ist die Dorsiventralitätsinduktion intensitätsabhängig. Der Induktionserfolg läßt sich mit höheren Intensitäten als 200 Lux nicht steigern.
4. Die Photoinduktion ist von der Wellenlänge des induzierenden Lichts abhängig. Der Spektralbereich von $\lambda > 480$ nm ist induktiv wirkungslos. Nur Strahlung mit kürzeren Wellenlängen als 480 nm induziert Dorsiventralität.
5. Das stellt die Beteiligung der Photosynthese an der Dorsiventralitätsinduktion in Zweifel.
6. Die Emissionslinie bei 365 nm der HPL-Lampe kann Dorsiventralität induzieren. Einseitige Induktionsbelichtung von 18 h ergibt im anschließenden allseitigen Weißlicht eine Verteilung der B- und D-Anlagen von etwa 50 : 50.
7. Ultraviolette Strahlen von $\lambda < 315$ nm induzieren ebenfalls Dorsiventralität. Hierfür genügt die überraschend kurze Bestrahlungszeit von $1/2$ min, um den ersten sichtbaren Induktionserfolg hervorzurufen.

8. Die Induktionswirkung des UV folgt einer Optimumkurve mit einer Maximalinduktion bei 2 min Bestrahlungszeit in 60 cm Entfernung.
9. UV-Bestrahlung fördert die Ausbildung von Isolateralen. Auch hier gibt es eine Optimumkurve mit einem Maximalanteil bei 4 min Bestrahlung.
10. Nach längerer UV-Bestrahlung als $1/2$ min bleiben die Thalli kleiner als die aus unbehandelten Brutkörpern hervorgegangenen.
11. Die Induktionswirkung des Substrats ist an die Gegenwart von induktiv wirksamen Licht gebunden.
12. Dunkelzeiten ab 24 h zu Beginn des Versuchs bewirken im anschließenden allseitigen Licht mit induktiver Wirkung eine Abnahme des Kollektivs an Dorsiventralen und eine entsprechende Zunahme der Isolateralen. Daneben kann im Kollektiv der Dorsiventralen eine Zunahme der B-Anlagen auf Kosten der D-Anlagen erfolgen. Diese Effekte nehmen mit der Dauer der Dunkelheit zu (gemessen bis 96 Stunden).

Meine akademischen Lehrer waren:

Prof. Dr. Bederke, Prof. Dr. Brockmann, Prof. Dr. Delbrück,
Prof. Dr. Firbas, Prof. Dr. Flammersfeld, Prof. Dr. Glemser,
Prof. Dr. Graeser, Prof. Dr. Harder, Prof. Dr. Heberer,
Prof. Dr. Henke, Prof. Dr. Hilsch, Prof. Dr. Hövermann,
Prof. Dr. Metzner, Prof. Dr. Mortensen, Prof. Dr. Meyer,
Prof. Dr. Piepho, Prof. Dr. Schwarzkopf, Prof. Dr. Ulrich.

Prof. Dr. Egle, Prof. Dr. Giersberg, Prof. Dr. Halbsguth,
Prof. Dr. Hartmann, Prof. Dr. Kaplan, Prof. Dr. Krenzlin,
Prof. Dr. Lehmann, Prof. Dr. Lötschert, Prof. Dr. Rietschel,
Prof. Dr. Siedel, Prof. Dr. Wieland.

Herrn Professor Dr. W. Halbsguth, meinem verehrten Lehrer,
danke ich für die Anregung dieser Arbeit und seinem
steten Interesse an ihrem Fortgang.

L e b e n s l a u f

Am 25. Mai wurde ich, Helmut Rudolf Schulz, in Delitzsch, damals Provinz Sachsen, als zweites Kind des Lehrers Rudolf Schulz und seiner Ehefrau Erika, geb. Bley, geboren.

Nach vierjähriger Grundschulzeit besuchte ich ab August 1944 die Oberschule in Delitzsch. Mit der Übersiedlung nach Ostfriesland im Januar 1951 trat ich in das Ulrich-Gymnasium Norden ein. Dort bestand ich am 9. März 1954 die Reifeprüfung.

Mit dem Sommersemester 1954 begann ich das Studium der Biologie, Chemie und Geographie an der Universität Göttingen. Am 2. Mai 1957 legte ich das Zwischenexamen ab und exmatrikulierte am Ende des Sommersemesters 1957. Mit Beginn des Wintersemesters 1957/58 setzte ich das Studium an der Johann Wolfgang Goethe-Universität Frankfurt/M. fort.

Im Mai 1959 erhielt ich von Herrn Prof. Dr. W. Halbsguth das Thema für die vorliegende Dissertation, die ich im Wintersemester 1962/63 experimentell abschließen konnte. Vom 1. April 1961 bis 28. April 1965 war ich als wissenschaftliche Hilfskraft am Botanischen Institut der J.W.Goethe-Universität beschäftigt.

Am 22. Februar 1965 legte ich das wissenschaftliche Staatsexamen für das Höhere Lehramt ab und begann am 29. April als Referendar den Vorbereitungsdienst in Eschwege. Am 14. März 1967 bestand ich die Zweite Staatsprüfung am Studienseminar Kassel I. Seit 1. April 1967 bin ich als Assessor im Lehramt an der Wilhelmschule in Kassel tätig.

